P2 3835

Revue Trimestrielle
Tome 29 – Fascicule 4
Décembre 1998

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

28 MAI 1999

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

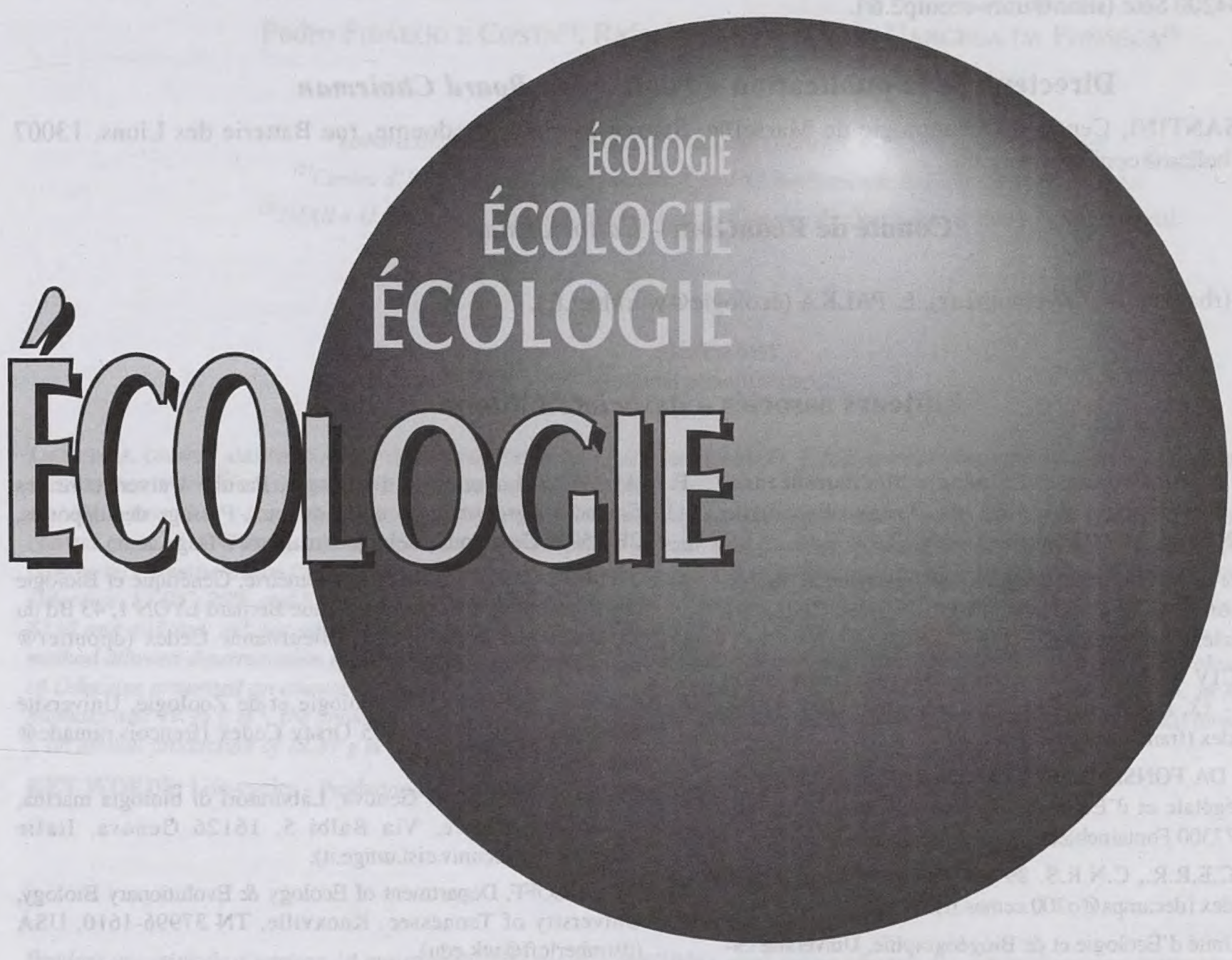
Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Source : MNHN

Source : MNHN

Revue Trimestrielle
Tome 29 – Fascicule 4
Décembre 1998



BIBL. DU MUSÉUM PARIS

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Association reconnue d'utilité publique

ISSN 1259-5314

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00069043 7
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

Http // home.worldnet.fr/ecologie/

COMITÉ ÉDITORIAL – *EDITORIAL BOARD*

Éditeur – *Editor*

P. SILAN, CNRS (UPR 9060), Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète (silan@univ-montp2.fr).

Directeur de la publication – *Publication Board Chairman*

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille (bellan@com.univ-mrs.fr).

Comité de Rédaction – *Editorial staff*

R. BARNABÉ (rbarnabe@univ-montp2.fr), L. PALKA (écologie@worldnet.fr).

Éditeurs associés – *Associate Editors*

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille Cedex 13.

B. BERTHET, Service d'écotoxicologie, CNRS/Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, B.P. 53508, 44035 Nantes Cedex 01 (amiard@sante.univ-nantes.fr)

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex (francois.blasco@cict.fr).

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Université Paris 7, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau (jorge.cancela@wanadoo.fr).

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex (decamps@o200.cemes.fr).

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique (m.dufrene@mrw.wallonie.be).

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

M. LANGLAIS, Laboratoire de Mathématiques Appliquées de Bordeaux, B.P. 26, U.F.R. M.I.2S. Université Victor Segalen Bordeaux 2, 33076 Bordeaux Cedex France (michel.langlais@mi2s.u-bordeaux2.fr).

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique (malaisse@fsagx.ac.fr).

D. PONTIER, UMR CNRS 5558 "Biométrie, Génétique et Biologie des Populations", Université Claude Bernard LYON 1, 43 Bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex (dpontier@biomserv.univ-lyon1.fr)

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cedex (francois.ramade@ibaic.u-psud.fr).

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie (sibmzool@igecuniv.cisi.unige.it).

D. SIMBERLOFF, Department of Ecology & Evolutionary Biology, University of Tennessee, Knoxville, TN 37996-1610, USA (dsimberloff@utk.edu).

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand (paul.trehen@univ-rennes1.fr).

M. TREMOLIERES, CEREG ULP / CNRS ERS 1747, Laboratoire de Botanique et Ecologie végétale, Université Louis Pasteur, Institut de Botanique, 28 rue Goethe, 67083 Strasbourg Cedex (tremolieres@geographie.u-strasbg.fr).

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (4) 1998 : 523-533

LIFE CYCLE, GROWTH AND PRODUCTION OF THE POLYCHAETE *NEREIS DIVERSICOLOR* O. F. MÜLLER IN THREE LAGOONAL ESTUARINE SYSTEMS OF THE SOUTHWESTERN PORTUGUESE COAST (ODECEIXE, ALJEZUR AND CARRAPATEIRA)*

Pedro FIDALGO E COSTA[1], Rafael SARDA[2] & Luis CANCELA DA FONSECA[3]

[1]*Laboratoriò Marítima da Guia, Estrada do Guincho, P-2750 Cascais, Portugal..*

[2]*Centro d'Estudis Avançats de Blanes, Camí St[a] Barbara s/n, E-17300 Blanes, España.*

[3]*IMAR e U.C.T.R.A., Universidade do Algarve, Campus de Gambelas, P-8000 Faro, Portugal.*

SUMMARY

(original scientific paper)

LIFE CYCLE, GROWTH AND PRODUCTION OF THE POLYCHAETE Nereis diversicolor O. F. MÜLLER IN THREE LAGOONAL ESTUARINE SYSTEMS OF THE SOUTHWESTERN PORTUGUESE COAST (ODECEIXE, ALJEZUR AND CARRAPATEIRA).

During a period of 14 months (April/1993 to May/1994), monthly samples of Nereis diversicolor *(adult and larvae) were taken in three coastal sites of the Portuguese southwest coast (Odeceixe, Aljezur and Carrapateira streams). The average of measured environmental parameters [temperature (°C), salinity (S%) and dissolved oxygen (O.D.)] obtained for each site was: 15.6°C, 31.7% and 8.6ppm for Odeceixe, 17.5°C, 29% and 8.8ppm for Aljezur, 19.5°C, 15% and 9.9ppm for Carrapateira. Densities of N. diversicolor obtained were: 15927, 8538 and 433 ind. m^{-2} for adult individuals and 1126, 957 and 337 ind. m^{-2} for the larva. Separation by cohorts using the BHATTACHARYA method allowed determination of the specific growth rate (d^{-1}), the linear growth rate (mm/day) and the production by cohort. The population of Odeceixe presented an annual biomass of 85.65g m^{-2}, an annual production of 12.83 g m^{-2} and a P/B index of 1.95. In Aljezur the annual biomass was 99.96 g m^{-2}, the annual production 23.68 g m^{-2} and the P/B index 3.08. Carrapateira presented an annual biomass of 40.14 g m^{-2}, an annual production of 12.31 g m^{-2} and a P/B index of 4.0.*

KEY WORDS: Life-cycles - Production - Growth - Polychaeta - Lagoonal estuarine systems - Benthos.

RÉSUMÉ

(travail original)

Pendant une période d'environ 14 mois (avril/1993 jusqu'à mai/1994), nous avons effectué des échantillonnages mensuels de Nereis diversicolor *(des adultes et des larves) dans trois stations côtières localisées sur la côte sud-ouest du Portugal (Odeceixe, Aljezur et Carrapateira). Les moyennes des paramètres environnementaux "température (°C)", "salinité (S %)" et "oxygène dissous (O.D.)", obtenues dans chaque station côtière étaient : 15,6 °C, 15 % et 9,9ppm pour Odeceixe, 17,5 °C, 29 % et 8,8 ppm pour Aljezur, 19,5 °C, 15 % et 9,9 ppm pour Carrapateira. Les densités obtenues ont été égales à 1126, 957 et 337 ind. m^{-2} pour les individus adultes, 15927, 8538 et 433 ind.m^{-2} pour les larves. La répartition par cohortes en utilisant la méthode de Bhattacharya nous a permis de déterminer le taux de croissance spécifique (d^{-1}), le taux de croissance linéaire (mm/jour), ainsi que la production par cohorte. Odeceixe présente une biomasse annuelle de 85,65 g m^{-2}, une production annuelle de 12,83 g m^{-2} et un index P/B de 1,95. Aljezur présente une biomasse annuelle de 99,96 g m^{-2}, une production annuelle de 23,68 g m^{-2} et un index P/B de 3.08. Carrapateira présente une biomasse annuelle de 40,14 g m^{-2}, une production annuelle de 12,31 g m^{-2} et un index P/B de 4,0.*

MOTS CLÉS : Cycle de vie - Production - Croissance - Polychètes - Systèmes d'estuaires lagunaires - Benthos.

* Manuscrit reçu le 13 novembre 1997 ; version révisée acceptée pour publication le 17 décembre 1998.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

INTRODUCTION

Nereis diversicolor (O.F. Müller) has been studied under different ecological aspects. It high physiological tolerance to extreme variation of many environmental parameters such as temperature, salinity, and dissolved oxygen (DALES, 1950; SMITH, 1956, 1977; BARTELS-HARDEGE & ZEECK, 1990). This species is commonly present in estuaries and coastal lagoons (JENSEN, 1988; OZOH & JONES, 1990), dominating in the sandy and muddy sediments of brackish environments, where it plays an important part on the trophic estuarine chain, as predator of other benthic organisms (RÖNN *et al.*, 1988), and as prey to fish and birds (CHAMBERS & MILNE, 1975; HEIP & HERMAN, 1979; SANTOS, 1979; TRIPLET, 1989; ZWARTS & ESSELINK, 1989).

Nereis diversicolor has a wide geographic distribution and can be found as far south as Morocco (GILLET, 1993) and as far north as Scandinavia, in the cold and brackish Baltic Sea as well as in the hot and hipersalty lagoons of the Black Sea (METTAM, 1979). In the Caspian Sea the presence of this species has been attributed to human transport (SMITH, 1963).

There is a large number of papers dealing with the life cycle and production estimates of *N. diversicolor* all over its area of distribution (DALES, 1950, 1951; SMITH, 1963; CLAY, 1967; CHAMBERS & MILNE, 1975; HEIP & HERMAN. 1979; OLIVE & GARWOOD, 1981; METTAM *et al.*, 1982; KIRSTENSEN, 1984; ESSINK *et al.*, 1985; MÖLLER, 1985; HUMPHREYS, 1985; GILLET, 1990; NITHART, 1998).

On the Iberian Peninsula, the biology and ecology of *N. diversicolor* populations have been extensively studied i) along the coast of Portugal: the estuary of Mondego (GONÇALVES & RIBEIRO, 1987); the lagoon of Stº André (CRUZ, 1989); the estuary of Mira (LOPES DA SILVA, 1993); the swamp of Aveiro (ABRANTES, 1995); streams of Odeceixe, Aljezur, Carrapateira (FIDALGO E COSTA & CANCELA DA FONSECA, 1995), and ii) along the Spanish coast: the estuary of Bidasoa (SOLA & IBAÑEZ, 1990); the Vasc coast (GARCIA-ARBERAS & RALLO, 1993); the lagoon of Stª Margarita and the bay of Rosas, (DUESO & SARDA, 1994); Bay of Cadiz (ARIAS & DRAKE, 1995).

The main goal of this study was to follow the temporal variation of *N. diversicolor* in the SW coast of Portugal. Three different sites were selected to provide a wide range of regional variability and to determine if local factors within these three sites are more important to set the conditions for the life-cycle of the species than regional factors. One-year seasonal cycles and the secondary production for populations are described. Finally a comparison between the response of the species in these shallow sites and its behaviour in other European areas is presented.

MATERIAL AND METHODS

STUDY AREA

The SW coast of Portugal (FIG. 1) is one of the better preserved coastline in all Europe and its landscape and natural richness make it one of the most interesting coastal areas of Portugal (MAGALHÃES *et al.*, 1987). Different estuaries are located in this coast. They are beautiful and productive areas and constitute vital sites for many coastal species (SILVA E COSTA *et al.*, 1983).

With watersheds of approximately 250, 200 and 110 km^2, the streams of Odeceixe, Aljezur and Carrapateira (FIG. 1), as well as a few others are responsible for the draining of the SW of Portugal (MAGALHÃES *et al.*, 1987). The mouths of these tidal estuaries are frequently obstructed by sand drift, resulting sometimes in small and shallow brackish water coastal lagoons (COLOMBO, 1977;

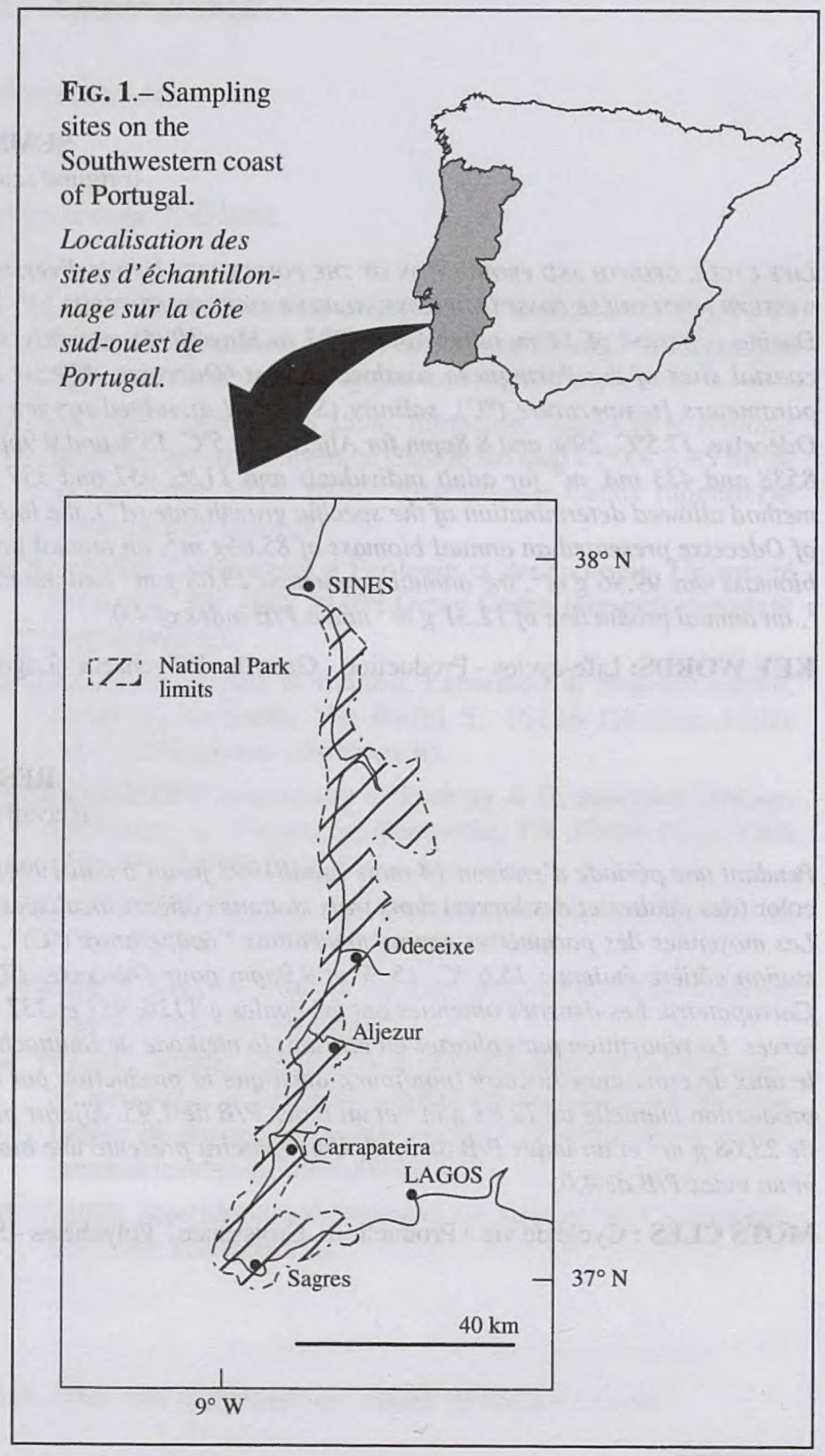


FIG. 1.– Sampling sites on the Southwestern coast of Portugal.

Localisation des sites d'échantillonnage sur la côte sud-ouest de Portugal.

Source : MNHN

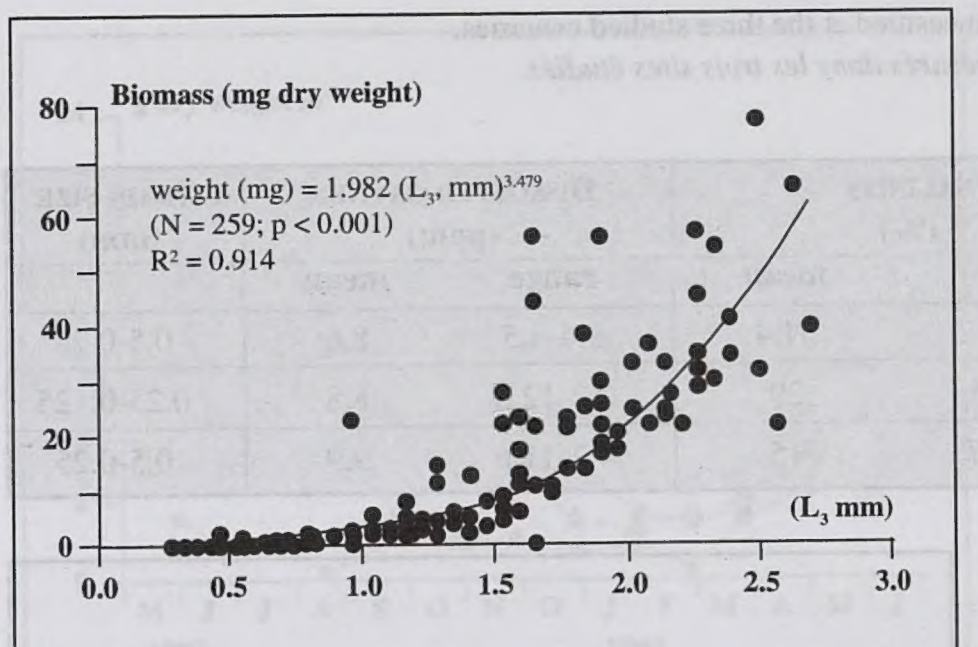


FIG. 2.– Regression curve between L_3 (mm) vs. dry weight biomass (mg).

Courbe de régression entre la biomasse (mg)

HELIOTIS, 1988). While the estuaries of Odeceixe and Aljezur where connected with the open sea throughout all the sampling period, the small river of Carrapateira remained closed most of the year and was open only during the severe winter storms.

FIELD PROCEDURE

Monthly samples were taken from May'93 to May'94 at the three estuaries studied. Samples were obtained at low tide using a hand corer (210 cm^2 per 30 cm deep) and five cores were taken and sieved through a 0.5 x 0.5 mm screen every sampling date, giving a sample total of 0.1 m^2. To collect the larvae specimens, which present less than 19 segments according to DALES (1950), a small corer (6.6 cm^2 per 10 cm deep) was used (HEIP & HERMAN, 1979). Three cores, covering 19.8 cm^2, were obtained at each sampling point and sieved through a 0.2 x 0.2 mm screen (METTAM, 1979; 1981).

All samples were fixed in 10% formalin, buffered with borax and stained with Bengal rose. Samples were then rinsed to remove excess of formalin and sediment and the remaining material passed through a saturated solution of saccharose which, by fluctuation, separated the organic from the inorganic phase (CANCELA DA FONSECA, 1989). All samples were preserved in 70° alcohol (MÖLLER, 1985). At each sampling date, salinity (S%), temperature (T°C) and dissolved oxygen levels (O.D.) of the bottom layer were measured for each station.

LABORATORY PROCEDURES

The length of the prostomium, peristomium and the first setigerous (L_3) was taken as a somatic measurement (GILLET, 1990, 1993). This measure was used to calculate biomass, to identify cohorts and to measure growth, as well as to compute secondary production. Measurements were obtained using a binocular microscope equipped with a camera lucida and digitising tablet (Houston Instruments HIPad) linked to a computer. Selected individuals from representative size categories were measured, then dried (48h at 60°C) and weighed. Using these data we regressed the somatic lengths in mm (SL) against the dry weight in mg (DW) (FIG. 2) to convert the routine somatic measurements to biomass.

The ELEFAN® program was used with the BHATTACHARYA method (1967) for the analysis of the different cohorts. To evaluate the secondary production of the species two methods were used: for the cohorts that could easily be followed, the production was estimated by adding the biomass increase from one sample to the next monthly sample. Cohorts were identified according to the CRISP methodology (1984) with a small modification, i. e., the increased weight of the cohorts was calculated using the measures of all the individuals instead of the average dry weight. When the identification of cohorts was not possible, secondary production was obtained by using the method of the single annual cohort (HYNES & COLEMAN, 1968; HAMILTON, 1969; BENKE, 1979) following the formula elaborated by CORNET (1986). Secondary production was calculated from May of 1993 to May of 1994.

The growth was expressed in two ways: i) Through the specific growth rate μ (d^{-1}) obtained by JØRGENSEN's formula (1990), also used for calculating the growth of *N. diversicolor* "*in vitro*" (NIELSEN, *et al.*, 1995):

$$\mu = \ln (Wt / Wo)\, t^{-1}$$

being Wo and Wt the average biomass of the polychaeta on day 0 and day t respectively, divided by the total number of days of existence of the cohort and, ii) by the linear growth rate (mm/day) per cohort, obtained by dividing the difference between the final and the initial average lengths by the days of existence of the cohort. Thus, converting the value of the average length of L_3 (L) to the total length (TL) through the following regression:

$$TL = 29.1*L - 10.355 \ (r^2 = 0{,}947,\ N = 122,\ p < 0.001)$$

RESULTS

ENVIRONMENTAL CONDITIONS

The water temperature followed closely the atmospheric temperature values (TAB. I). According to monthly estimates, the water temperature for these three estuaries oscillated between a maximum of 21°C (Odeceixe), 25°C (Aljezur) and 26°C (Carrapateira) in June-July and a minimum of 12°C (Odeceixe), 13°C (Aljezur, Carrapateira) in December.

Source : MNHN

TABLE I.– Environmental parameters measured at the three studied estuaries.
Paramètres de l'environnement mesurés dans les trois sites étudiés.

	TEMPERATURE (°C).		SALINITY (‰)		DISSOLVED OXYGEN (ppm)		GRAIN SIZE (mm)
	range	mean	range	mean	range	mean	
ODECEIXE	12-21	15.6	18-35	31.4	3.4-4.5	8.6	0.5-0.25
ALJEZUR	12.7-24.7	17.5	19-36.5	29	2.7-12.5	8.8	0.25-0.125
CARRAPATEIRA	13.3-26.3	19.5	4.7-31.7	15	4.7-11.6	9.9	0.5-0.25

The variation observed for the dissolved oxygen values was similar at the three estuaries ranging from 2 to 5 ppm (lower values) and from 12 to 15 ppm (higher values). Yearly average dissolved oxygen values were 8.6 ppm (Odeceixe), 8.8 ppm (Aljezur) and 9.9 ppm (Carrapateira) (TAB. I).

Important differences between the three studied estuaries were observed for the salinity values. Salinity is a conservative parameter, which transmits the information on the system's distinct water entries. Although changes in salinity at several parts per thousand could be observed in these habitats, the obtained annual average salinity values (31.4% at Odeceixe; 29% at Aljezur and 15% at Carrapateira) clearly reflected the fact that in the latest estuarine area the junction with the sea remained closed for most of the year (TAB. I).

POPULATION DENSITY AND BIOMASS

Odeceixe

Recruitment of *N. diversicolor* was continuously observed during the whole year. Although larvae and juvenile specimens were found during the entire sampling period (FIG. 3), this recruitment dynamics seemed to have two periods of higher intensity. The most important peak was detected in September'93 (65909 ind. m^{-2}) corresponding to 29.6% of the total recruitment. Another less intense peak was observed in May'94 (22727 ind. m^{-2}), accounting for 10.2% of the total recruitment.

The seasonal pattern of density reached a maximum during May'94 (3652 ind.m^{-2}) as new recruiters were incorporated into the population. Spring densities of the previous year steadily dropped throughout summer, reaching its lowest values (413 ind.m^{-2}) in September'93 (FIG. 3). A value of 1126 ind.m^{-2} was found for the average year abundance and the mean annual biomass was 6.6 g dry weight m^{-2}. Seasonality in biomass followed abundance values and was also well marked (FIG. 4).

Aljezur

The recruitment pattern observed in this estuary mirrors the pattern found in Odeceixe, with a main recruit-

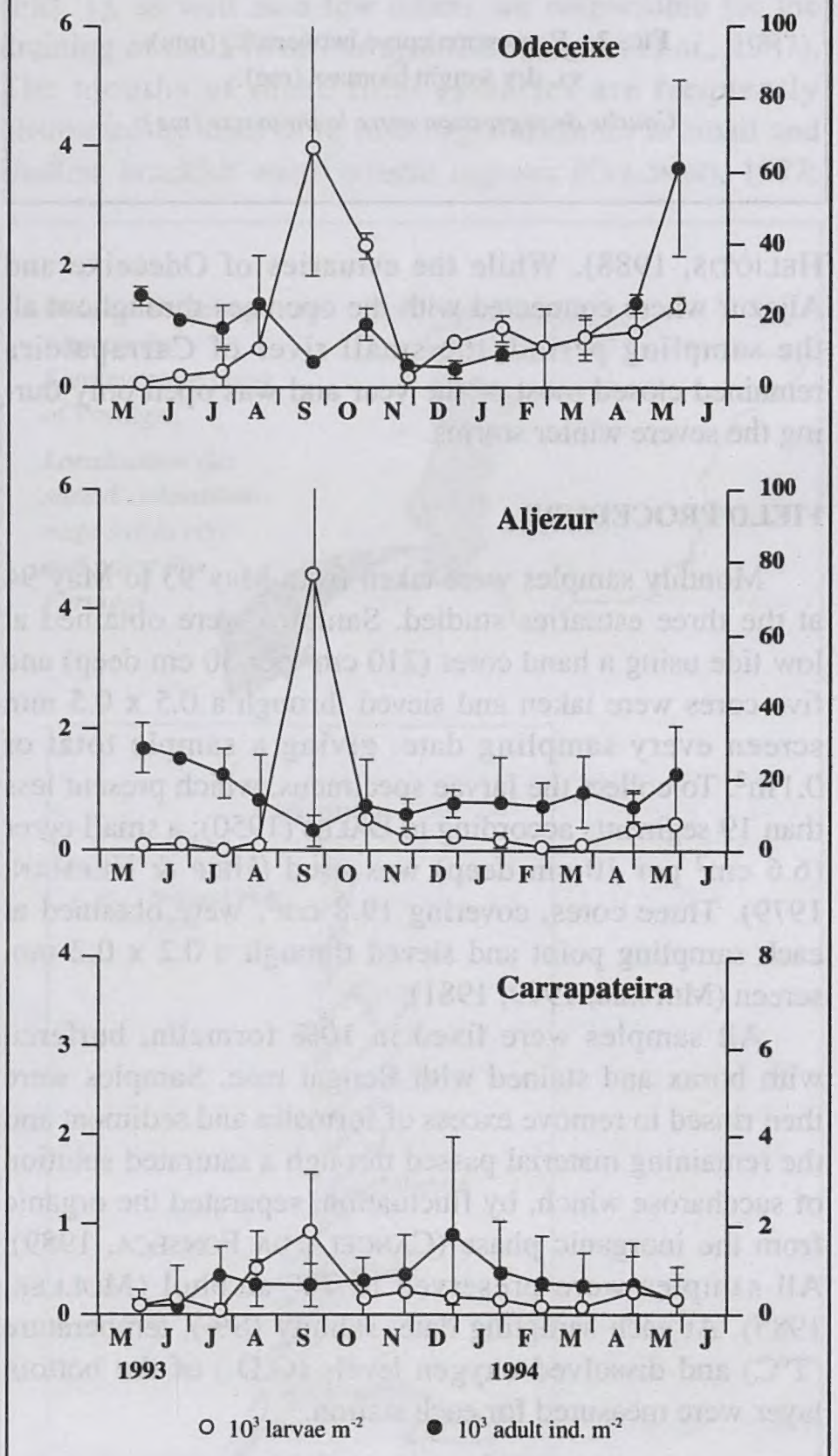


FIG. 3.– Abundance of adult individuals and larvae of *N. diversicolor* in the three studied estuaries over the sampling period. *Variations mensuelles d'abondances chez les adultes et les larves dans les stations d'Odeceixe, Aljezur et Carrapateira.*

Source : MNHN

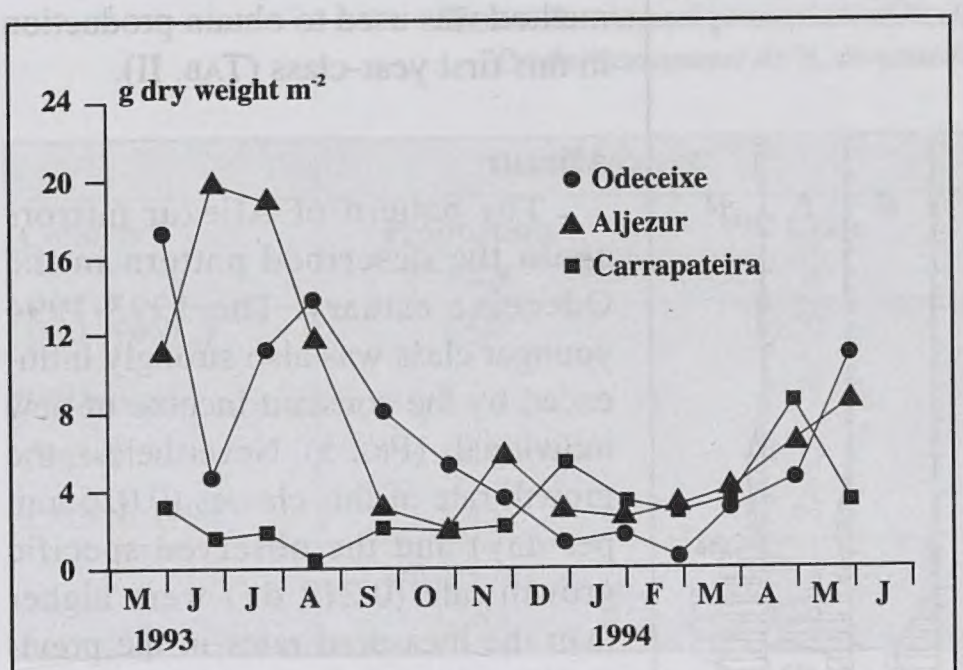


FIG. 4.– Biomass of *N. diversicolor* in the three studied estuaries over the sampling period.

Variations mensuelles de la biomasse chez *N. diversicolor* dans les stations d'Odeceixe, Aljezur et Carrapateira.

ment peak in September (76094 ind.m^{-2}) which, in this case, was responsible for 64% of the total recruitment, followed by an extended season with a significant number of recruits, and a second small recruitment period in May'94, accounted for 6.5% of the total recruitment (FIG. 3). With an annual density of 957 ind.m^{-2} adult individuals, the highest density was observed in May'93 (1678 ind.m^{-2}), and the lowest (332 ind.m^{-2}) in September (FIG. 3). It was further confirmed that the number of adult specimens falls significantly during the summer due to the reproductive activity and its associated high mortality. Mean annual biomass value was 7.69 g m^{-2} dry weight, with a major peak in June'93 (19.84 g m^{-2}) followed by July'93 (18.81 g m^{-2}). These months had a high number of strong and well fed individuals. In October, biomass reached its minimum values (1.93 g m^{-2}), probably influenced by the high mortality of the adults following the reproductive season (FIG. 4).

Carrapateira

In the estuary of Carrapateira, larval recruitment was slightly different from that found at the other two estuaries. Although the characteristic peak of recruitment was consistently found in September (1852 ind m^{-2}), the recruitment period seemed to be initiated earlier and the number of recruits were far below the numbers found for the other estuaries (FIG. 3). The main peak accounted for 30.6% of the total recruitment with a second smaller peak in May'94 (505 ind m^{-2}).

Except during the first three months, density values were quite similar throughout the year (FIG. 3). In December, an increase in the number of individuals was detected. This sudden increase of the population during the winter, where temperature values were the lowest (13.3°C), could be related to the water draining due to the disruption of the sand barrier in the previous month (November'93). The following month (December'93) the lagoon was again full and showed a considerable increase in the pre-existent macrophytes (*Ruppia cirrhosa*). As a consequence, the productive and protective area was enlarged. It is believed that the increases in vegetation, besides providing nourishment, act through its roots as a protection against possible predators. Mean annual density value in this estuary was significantly smaller (337 ind m^{-2}) than in the previous ones. Compared to the other two estuaries, mean annual biomass was low (3.1g dry weight m^{-2}). Biomass values remained very low from May to November'93 then they increase to a first peak in December'93 (5.1g dry weight m^{-2}), and later a second peak more pronounced (8.5g dry weight m^{-2}) was observed in April'94 (FIG. 4).

GROWTH AND SECONDARY PRODUCTION

Odeceixe

The maximum life span of *N. diversicolor* in Odeceixe was 2 years. Although a large peak of recruitment was observed in September, the presence of newly-settled larvae every month did not allow us to clearly separate cohorts during the first year of life of these organisms (FIG. 5). The frequent affluence of new specimens determined that measured growth rates were very low (0.005 mm per day) and the specific growth rate was computed as 0.0053 d^{-1}. However, it was possible to identify two different cohorts in the population which was one year old (FIG. 5). The older cohort (1992-II) contained less effectives than the younger one. In this cohort, *N. diversicolor* presented a linear growth rate of 0.146 mm per day and a specific growth rate of 0.0047 d^{-1}. This cohort, besides being of influence in the larval recruitment of September, continued in the following months to have members that did not reproduce. These were the breeders that maintained the continuous recruitment after September. The second and younger cohort (1993-I) grouped mainly the spring recruiters and participated with some of the older organisms in the second peak of recruitment detected in the spring. This second cohort had a linear growth rate of 0.108 mm per day and a specific growth rate of 0.0097 d^{-1}. Finally the older worms combined the organisms coming from the 1992-I and 1991 cohorts and they were responsible for the peak of recruitment in September'93 (FIG. 6). The linear growth rate and the specific growth rate in this case were calculated as 0.003 mm per day and 0.001 d^{-1} respectively.

To evaluate the contribution of each cohort to the secondary production in this estuary the identified cohorts were studied separately. However, since the continuous recruitment of individuals throughout the first year of life did not allow us to separate cohorts, the average cohort

Source : MNHN

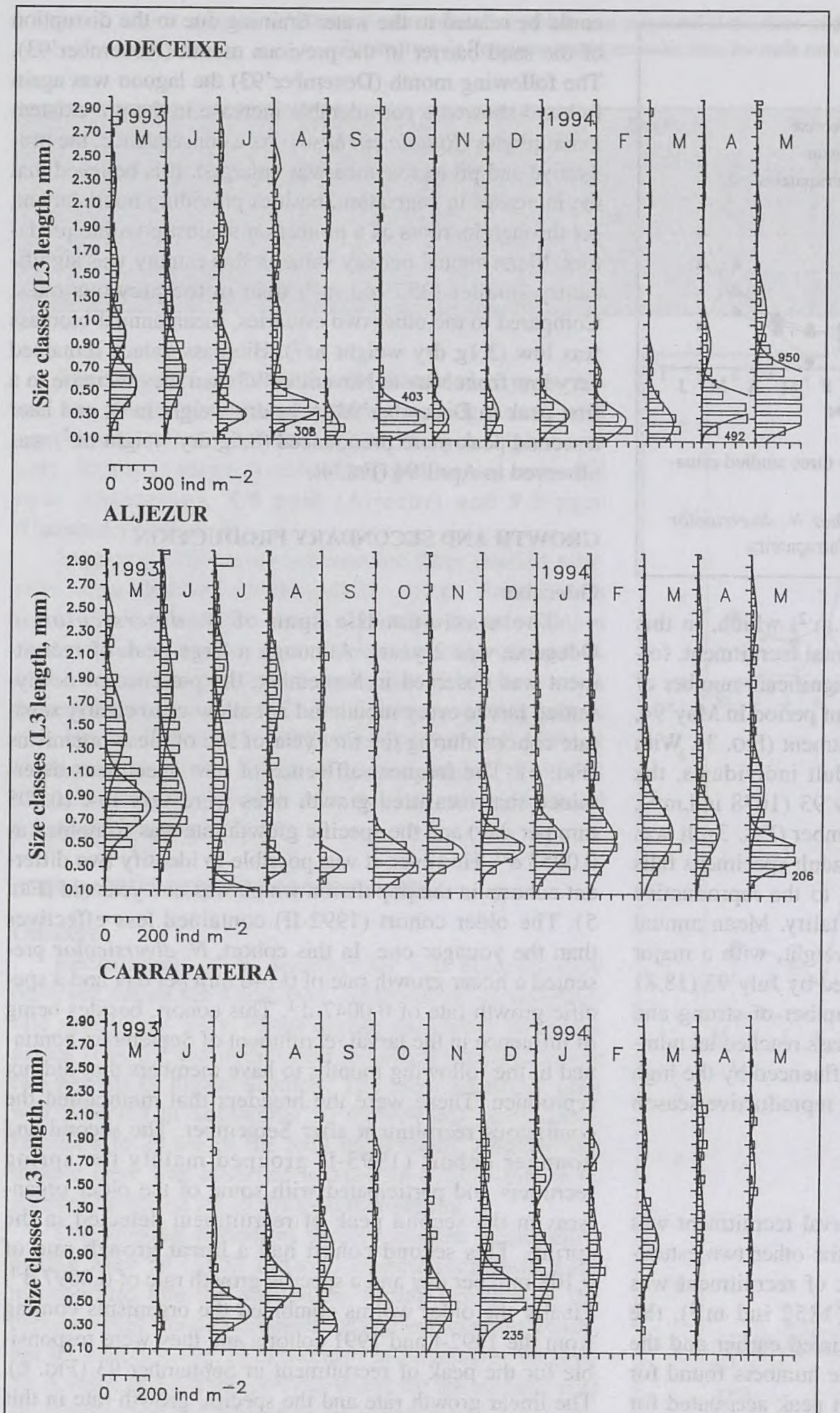


FIG. 5.– Size frequency histograms (ind m^{-2}) of *N. diversicolor* population in the three studied estuaries over the sampling period. Curved lines are normalised expected frequencies.

Histogrammes des fréquences de taille (ind m^{-2}) de la population N. diversicolor dans les trois sites étudiés.

method was used to obtain production in this first year-class (TAB. II).

Aljezur

The pattern of Aljezur mirrors again the described pattern in the Odeceixe estuary. The 1993-1994 younger class was also strongly influenced by the constant income of new individuals (FIG. 5). Nevertheless, the growth rate of this classes (0.026 mm per day) and the observed specific growth rate (0.212 d^{-1}) were higher than the measured rates in the previous estuary.

The 1992-II and the 1993-I cohorts with growth rates of 0.130 mm and 0.149 mm per day, and specific growth rates of 0.0059 d^{-1} and 0.0107 d^{-1}, respectively, were basically responsible for the reproduction and recruitment during spring'94 (12% of the entire yearly recruitment). The older cohort was responsible for almost 50% of the biomass and the large peak of recruitment observed in September (FIG. 6). Its growth rate was measured as 0.142 mm per day with a specific growth rate of 0.0040 d^{-1}. The recruitment peak of September showed the highest densities observed in these three estuaries, which made us believe that there were a high number of individuals reproducing and contributing to this strong recruitment at the same time.

Total secondary production in Aljezur was computed as 23.7g m^{-2}. Most part of this production was attributed to medium-size class organisms (TAB. II).

Carrapateira

In the site of Carrapateira there were less adult and larval organisms. However, the youngest worms were able to grow quickly. As a consequence, growth rates (0.055 mm per day) and measured secondary production (7.35 g m^{-2}) was higher than in the other estuaries (FIG. 5).

On the other hand, there was also very few large individuals belonging

Source : MNHN

TABLE II.– Annual production of *N. diversicolor* at the three studied estuaries.
Production annuel de N. diversicolor *pour chacune des zones étudiées.*

	ODECEIXE		ALJEZUR		CARRAPATEIRA	
Cohorts	**Production g m-2 y^{-1}**	**P/B Class**	**Production g m-2 y^{-1}**	**P/B Class g m-2 y^{-1}**	**Production**	**P/B Class**
1991 /1992 -I	1.58	0.29	2.94	0.62	0.03	0.04
1992-II	7.36	2.71	8.87	3.90	0.53	0.76
1993-I	1.02	1.33	9.46	4.15	4.43	3.85
1993 II/ 1994	1.45	6.61	2.41	5.03	7.35	5.09
	Σ (my93-my94) 12.83	P/B y^{-1} 1.95	Σ (my93-my94) 23.68	P/B y^{-1} 3.08	Σ (my93-my94) 12.31	P/B y^{-1} 4.0

to the older cohorts that contributed with low production values (TAB. II - FIG. 6). The 1993-I class with a production of 4.43 g m^{-2} (TAB. II) was seen during the all studied months, being the main source of biomass for the adult peak in December. This cohort, after the collapse of the other two older ones in August and December, became the only supply of larvae to the system until May'94. Measured growth rates and specific growth rates were 0.137 mm per day and 0.0075 d^{-1} respectively.

The population of *N. diversicolor* of the Carrapateira estuary was the least productive of the three populations studied in this work. In addition, most of the calculated production was due to the youngest worms (TAB. II).

DISCUSSION

The life span of *N. diversicolor* in the estuarine environments of the Southwest Portuguese coast seems to be close to two years. Similar life span has been observed in the majority of the previous studies conducted in European temperate waters (DALES, 1950; CHAMBERS & MILNE, 1975; KRISTENSEN, 1984; ESSINK *et al.*, 1985; GILLET, 1990; DUESO & SARDA, 1994). The adult population of this species was maintained in a rather constant number throughout the year but it showed a clear decrease through summer. This general pattern was also observed in other Iberian sites (SPRUNG, 1994; DUESO & SARDA, 1994). The summer decline can be attributed either to migration, since increased water temperature may force the worms to move towards shallower sediment layers (Esselink & Zwarts, 1989) and thus to a higher risk of predation, or to the fact that this species is monothelic, i.e. individuals reproduce once in a lifetime, dying after spawning (DALES, 1950; CLAY, 1967; OLIVE & GARWOOD, 1981; HUMPHREYS, 1985; MÖLLER, 1985; ARIAS & DRAKE, 1995). The population increased rapidly after summer. Although we found at the three studied sites and all along the sampling period ripe females asso-

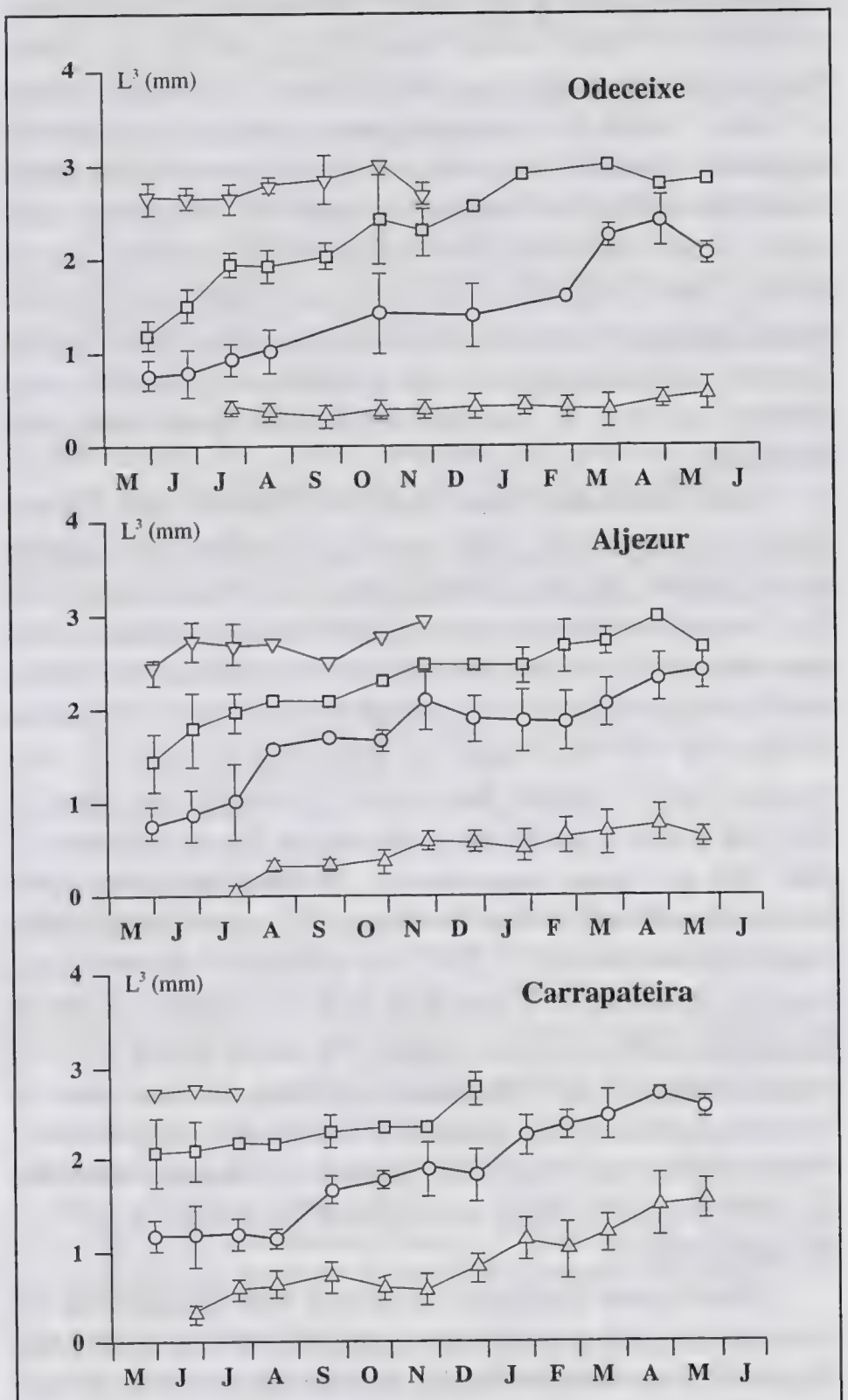


FIG. 6.– Growth of individual cohorts, expressed as increases in L_3 length for *N. diversicolor*. (—Δ—1993 II-1994 I; —O— 1993 I; —❑— 1992 II; ∇ 1992 I- 1991).

Courbes de croissance des cohortes de N. diversicolor en fonction des valeurs de L_3 (—Δ—1993 II-1994 I; —O— 1993 I; —❑— 1992 II; ∇ 1992 I- 1991).

Source : MNHN

ciated to the presence of larvae it was confirmed the presence of two main recruitment periods: a large recruitment peak at the end of summer, and another smaller peak during spring. Similar recruitment periods have been recorded in both, the South of Europe (SOLA & IBAÑEZ, 1990, GILLET, 1990; GARCIA-ARBERAS & RALLO, 1993; DUESO & SARDA, 1994; FIDALGO E COSTA, 1994; ARIAS & DRAKE, 1995) and the North of Africa (GILLET, 1993).

Seasonal dynamics of *N. diversicolor* varied similarly at the three estuaries. The dynamics of the species seemed to be controlled by regional factors and not by each particular set of local estuarine environmental constraints. However, the environmental conditions found in Carrapateira during the study "the estuary was always covered by water except during the storms of winter blocked off from the sea, and with no striking influences of tides" made this estuary more similar to a coastal lagoonal system. As a consequence some differences could be noticed in comparison with the other two estuarine zones (Odeceixe and Aljezur). The closed conditions of the Carrapateira allowed mean water temperature to be higher in it than in the other two sites. These higher temperatures increased the growth of juveniles and allowed them to be mature earlier than in the other two estuaries.

Adult individuals were larger in Odeceixe and Aljezur than in Carrapateira. This striking difference was related to the shorter life span for this species in this environment. In Carrapateira the worms could be sexually mature when they reached 12 months of age, however almost all worms reached their reproductive period by their first 18 months of life. On the other hand, in Odeceixe and Aljezur, this species reached sexual maturity at 18 months and most of the individuals reproduced at the end of the second year of life. The premature reproduction obtained in Carrapateira has been verified in the laboratory on experimental cultures accomplished at 15°C, in which *N. diversicolor* reached maturation in the first year of culture (OLIVE & GARWOOD, 1981; OLIVE, 1994). The same author in field experimentation and observation affirms the existence of an annual cycle in this species. Our data not yet published (work in process) reveals the existence of mature individuals after 3 months when we cultured the worms at 20°C in the laboratory.

Growth rates gradually decreased with age. During the first year of life growth rates were higher and varied the length of time needed for the individuals to reach 10 mm according to the study area and the environmental conditions. The population studied by CHAMBERS & MILNE (1975) reached this value in 11 months, while 5 to 6 months was the period calculated by DALES (1951) and 4 months by SMITH (1951), HEIP & HERMAN (1979) and MÖLLER (1985). Large differences were observed in our estuaries, ranging from more than 6 months (Odeceixe) to less than 1 (Carrapateira). Environmental variability of the sites must be taken into account mainly because temperature is thought to be one of the most important factors influencing growth (DALES, 1950; HURYN, 1990). During the second year of the life, growth rates were considerably smaller. In general, these values were comparable with those reported for other estuaries, 0.07 mm per day (HEIP & HERMAN, 1979; LOPES DA SILVA, 1993) and 0.1 mm per day (DALES, 1951; CHAMBERS & MILNE, 1975; GARCIA-ARBERAS & RALLO, 1993).

The annual P/B ratio of a population usually decreases with age. Thus, a population dominated by older individuals will have a lower P/B than those comprising younger individual (WARWICK, 1979), and older cohorts will have lower P/B than younger ones (CHAMBERS & MILNE, 1975; ROBERTSON, 1979). The P/B obtained for the first year class in our three sites (6.6, 5.0 and 5.1) was similar to that obtained by MÖLLER (1985) for individuals of the same class (4.8). The entire population P/B (2.0 in Odeceixe, 3.1 in Aljezur and 4.0 in Carrapateira) clearly show a higher turnover associated to the highest average temperature (Carrapateira) and a lower turnover related to the lowest mean temperature (Odeceixe). According to Morin & Bourassa (1992) this P/B relation expresses the renovation rate of the biomass in a population, decreasing as the average individual biomass goes up and increasing with the elevation of the temperature.

Seasonal dynamics of *N. diversicolor* varies according to the area of study. In cooler sites of Northern regions, their populations exhibit short spawn and recruitment periods through the year and peaks of density are observed during the spring-summer period. In warmer sites of Southern regions, spawn and recruitment can be observed through large periods of the year and normally two peaks of recruitment can be noticed. The P/B ratio observed for *N. diversicolor* in European waters seems to be very constant between 2 and 3 being in the range of the studied populations of Odeceixe and Aljezur. The P/B obtained in Carrapateira, with warmer mean water temperatures and increased worm growth rates is similar to what was described by GILLET (1993) in Morocco.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work was supported by a grant of the Portuguese National Board of Scientific Research, JNICT (BD/2265/92-IG) and by the JNICT contract PBIC/C/MAR/1298/92. The authors are indebted to all the colleagues from Guia Marine Laboratory who assisted in fieldwork, to João GIL for the drawing of the Map and to Soraya VASCONCELOS and Leonor CANCELA for the improving of French and English.

Source : MNHN

BIBLIOGRAPHY

ABRANTES A J.C., 1995.– *Estudo da dinâmica populacional, produção e crescimento do poliqueta Nereis diversicolor (O.F. Müller, 1776) no canal de mira, Ria de Aveiro.* MSc Thesis, University of Aveiro.

ARIAS, A.M., DRAKE, P., 1995.– Distribution and production of the polychaete *Nereis diversicolor* in a shallow coastal lagoon in the Bay of Cádiz (SW Spain). *Cahiers de Biologie Marine,* 36: 201-210.

BARTELS-HARDEGE, H.D., ZEECK, E., 1990.– Reproductive behaviour of *Nereis diversicolor* (Annelida: Polychaeta). *Marine Biology,* 106: 409-412.

BENKE, A.C., 1979.– A modification of Hynes method for estimating secondary production with particular significance for multivoltine populations. *Limnology and Oceanography,* 24: 168-171.

BHATTACHARYA, C.G., 1967.– A simple method of resolution of a distribution into gaussian components. *Biometrics,* 23: 115-135

CANCELA DA FONSECA, L., 1989.– *Estudo da influência da "abertura ao mar" sobre um sistema lagunar costeiro: A lagoa de Santo André.* PhD Thesis, University of Lisboa, 355 p.

CHAMBERS, M. R., MILNE, H., 1975.– Life cycle and production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller in the Ythan estuary, Scotland. *Estuarine and Coast Marine Science,* 3: 133-144.

CLAY, E., 1967.– *Nereis diversicolor* O.F. Müller. Revised edition. *Literature Survey of the Common Fauna of Estuaries.* (eds.): Brixham Lab. N.1: 28 p.

COLOMBO, G., 1977.– Lagoons. *in*: R.S.K. Barnes, (eds.)., *The Coastline.* John Wiley & Sons, Chichester: 63-82.

CORNET, M., 1986.– Estimation de la production annuelle de populations d'*Abra alba* (Mollusque Bivalve) du plateau continental Sud-Gascogne. *Oceanologica Acta,* 9: 323-332.

CRISP, D., 1984.– Energy flow measurements. *in. Methods for the Study of Marine Benthos.* Holme, N. A. & A.D. McIntyre Eds. Blackwell, Oxford: 197-279 p.

CRUZ, T., 1989.– *Estrutura e dinâmica de uma comunidade de macrofauna bentónica na lagoa de Santo André - Quais os efeitos ecológicos da entrada natural de água oceânica sobre o cordão dunar?* Final Report of "Licenciatura em Recursos Faunísticos e Ambiente", University of Lisboa: 173 p.

DALES, R.P., 1950.– The reproduction and larval development of *Nereis diversicolor* O.F. Müller, *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom,* 24: 321-360.

DALES, R.P., 1951.– An annual history of population of *Nereis diversicolor* O. F. Müller, *The Biological Bulletin,* 1: 131-137.

DUESO, A., SARDÁ, R., 1994.– Life cycle and production of polychaete species in Sta. Margarita salt marsh creeks (Roses, Girona; NE Spain). *Actes de la 4ème Conférence internationale des Polychètes,* 162: 618-619.

ESSINK, K., KLEEF, H.L., VISSER, W., TYDEMAN, P., 1985.– Population dynamics of the ragworm *Nereis diversicolor* in the Dollard (EMS Estuary) under changing conditions of stress by organic pollution. *In*: J.S. Gray and M.E. Christiansen (Eds.) *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*: 585-600.

FIDALGO E COSTA, P., 1994.– First data on the density of the polychaeta *Hediste diversicolor* O.F. Müller 1776 (Annelida, Polychaeta) in the small river of Odeceixe (southwest coast of Portugal). *Gaia,* 8: 29-32.

FIDALGO E COSTA, P., CANCELA DA FONSECA, L., 1995.– Resultados Preliminares sobre a "Minhoca-da-Pesca" (*Hediste diversicolor* O.F. Müller 1776) no Sistema Lagunar da Carrapateira (Costa Sudoeste de Portugal) *8º Congresso do Algarve*: 933-941.

GARCIA-ARBERAS, L., RALLO, A., 1993.– *Ciclo de vida e produccion del poliqueto Hediste diversicolor en el estuario de Urdaibai.* Reserva de la Biosfera de Urdaibai, Investigación Básica y Aplicada. Universidad del País Vasco. Leioa: 8 p.

GILLET, P., 1990.– Biomasse, production et dynamique des population de *Nereis diversicolor* (Annélide polychète) de l'estuaire de la Loire (France): *Oceanologica Acta,* 13: 361-371.

GILLET, P., 1993.– Impact de l'implantation d'un barrage sur la dynamique des populations de *Nereis diversicolor* (Annelide polychète) de l'estuaire du Bou Regreg, Maroc. *Journal Research of Oceanography,* 18 (1-2): 15-18.

GONÇALVES, F., RIBEIRO, R., 1987.– *Inventariação e repartição dos poliquetas no estuário do Mondego. Dinâmica populacional e ciclo de vida de Nereis diversicolor O. F. Müller, 1776.* Final Report of "Licenciatura em Biologia, Ramo Científico", University of Coimbra: 117 p.

HAMILTON, A.L., 1969.– On estimating annual production. *Limnology and Oceanography,* 14: 771-782.

HEIP, C., HERMAN, R., 1979.– Production of *Nereis diversicolor* O.F. Müller (Polychaeta) in a Shallow brackish-water pond. *Estuarine and Coastal Marine Science,* 8: 297-305.

HELIOTIS, F.D., 1988.– An inventory and review of the wetland resources of Greece. *Wetlands,* 8: 15-31.

HYNES, H.B.N., COLEMAN, M.J., 1968.– A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnology and Oceanography,* 13: 569-573.

HUMPHREYS, T. J., 1985.– Production of *Nereis diversicolor* in a upper estuarine creek. *Journal of Biological Education,* 19 (2): 141-146.

HURYN, A.D., 1990.– Growth and voltinism of lotic midge larvae: pattern across an Appalachian Mountain basin. *Limnology and Oceanography,* 35: 339-351.

JENSEN, K.T., 1988.– Recruitment and survival of *Nereis diversicolor* O.F. Müller and *Corophium volutator* (Pallas) in an artificial saltwater lagoon in the Danish Wadden Sea. *Kieler Meeresforsch, Sonderh,* 6: 366-374.

JØRGENSEN, C.B., 1990.– *Bivalve filter feeding: Hydrodynamics, bioenergetics, physiology and ecology.* Olsen & Olsen, Fredensborg: 140 p.

KRISTENSEN, E., 1984.– Life cycle, growth and production in estuarine populations of the polychaetes *Nereis virens* and *N. diversicolor. Holarctic Ecology,* 7: 249-256.

LOPES DA SILVA, P. C. C., 1993.– *Estudo de uma população de Nereis diversicolor O. F. Müller, 1776 (Annelida, Polychaeta) no estuário do Mira.* Final Report of "Licenciatura em Recursos Faunísticos e Ambiente", University of Lisboa: 81p.

MAGALHÃES, F., CANCELA DA FONSECA, L., BERNARDO, J.M., COSTA, A.M., MOITA, I., FRANCO, J.E., DUARTE, P., 1987.– Physical characterisation of the Odeceixe, Aljezur and Carrapateira lagunary system (SW Portugal). *Limnética,* 3 (2): 211-218.

METTAM, C., 1979.– Seasonal changes in populations of *Nereis diversicolor* O.F. MÜLLER from Severn Estuary, U.K.. In: E. Naylor & R.G. (eds.) *Cyclic phenomena in marine plants and animals.* E. NAYLOR & R. G. HARTNOLL (eds.): 123-130.

METTAM, C., 1981.– Survival strategies in estuarine *Nereids*. *In*: JONES & WOLFF (eds.) *Feeding and survival strategies of estuarine organisms*, Plenum Press: 65-77.

METTAM, C., SANTHANAM, V., HAVARD, M. S., 1982.– The oogenic cycle of *Nereis diversicolor* under natural conditions.

Source : MNHN

Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom, 62: 637-645.

MORIN, A., BOURASSA, N., 1992.– Modèles empiriques de la production annuelle et du rapport P/B d'invertébrés benthiques d'eau courante. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science,* 49: 532-539.

MÜLLER, P., 1985.– Production and abundance of juvenile *Nereis diversicolor* and oogenic cycle of adults in shallow waters of western Sweden. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom,* 65: 603-616.

NIELSEN, A.M., ERIKSEN, N.T., IVERSEN, J.J.L., RIISGÅRD, H.U., 1995.– Feeding, growth and respiration in the polychaetes *Nereis diversicolor* (facultative filter-feeder) and *N. virens* (omnivorous) - a comparative study. *Marine Ecology Progress Series,* 125: 149-158

NITHART, M., 1998.– Population dynamics and secondary production of *Nereis diversicolor* in a North. Norfolk saltmarsh (UK). *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom,* 78: 1

OLIVE, P.J.W., GARWOOD, P.R., 1981.– Gametogenic cycle and population structure of *Nereis diversicolor* and *Nereis* (*Nereis*) *pelagica* from northeast England. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom,* 61: 193-213.

OLIVE, P.J.W., 1994.– Polychaete as a world resource: a review of patterns of exploitation as sea angling and the potential for aquaculture based production. *Actes de la 4ème Conférence Internationale des Polychète.* Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 162: 603-610.

OZOH, P.T.E., JONES, N.V., 1990.– Capacity adaptation of *Hediste (Nereis) diversicolor* embryogenesis to salinity, temperature and copper. *Marine Environmental Research.,* 29: 227-243.

ROBERTSON, A.I. 1979.– The relationship between annual production: biomass ratios and life spans for marine macrobenthos. *Oecologia* (Berl.), 38: 193-202.

RÖNN, C., BONSDORF, E., NELSON, W. 1988.– Predation as a mechanism of interference within infauna in shallow brackish water soft bottoms; experiments with an infauna predator, Nereis diversicolor O.F.Müller. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology,* 116: 143-157

SANTOS, T.M., 1993.– *Variação temporal nos padrões de ocorrência e tácticas de alimentação de aves limícolas no Estuário do Mondego (Portugal). Sua relação com as alterações na disponibilidade de presas.* MSc Thesis (Animal ecology) University of Coimbra. 166p.

SILVA E COSTA, A., PALMA, L., CANCELA DA FONSECA, L., 1983.– La côte sud-ouest du Portugal. Une valeur écologique menacée. *Le Courrier de la Nature.* 87: 12-17.

SMITH, R.I., 1956.– The ecology of Tamar estuary. VII. Observation on the intertidal salinity of intertidal muds in the estuarine habitat of *Nereis diversicolor. Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom,* 35: 81-104.

SMITH, R.I., 1963.– The reproduction of *Nereis diversicolor* (Polychaeta) on the south coast of Finland some observations and problems. *Societas Scientiarum Fennica,* Commentationes Biologicae XXVI: 10.

SMITH, R.I., 1977.– Physiological and reproductive adaptations of *Nereis diversicolor* to life in the Baltic sea and adjacent waters, *In*: *Essays on Polychaetous Annelids in memory of Dr. Olga Hartman.* Univ. South California: 604 p.

SOLA, J.C., IBAÑEZ, M., 1990.– Contribuicion al estudio de los ciclos de vida de las especies *Scrobicularia plana* (DA COSTA) y *Nereis diversicolor* (O.F. MÜLLER) en el estuario de Bidasoa. *In*: Bentos 6 - *Act.VI Simposio Iberico Est. Bentos Marino.* Palma de Maiorca: 69-79.

SPRUNG, M., 1994.– Macrobenthic secondary production in the intertidal zone of Ria Formosa - a lagoon in southern Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science,* 38: 539-558.

TRIPLET, P., 1989.– Sélectivité alimentaire liée à l'âge chez l'Huîtrier-pie (*Haematopus ostralegus*) consomateur de *Nereis diversicolor* en Baie de Somme. *Gibier Faune Sauvage,* 6: 427-436.

WARWICK, R. M., 1979.– Population dynamics and secondary production of benthos In: *Marine Benthic Dynamics.* K. R. Tenore & B.C. Coll (eds.) Univ. South Carolina Press: 414 p.

ZWARTS, L., ESSELINK, P., 1989.– Versatility of male curlews *Numenius arquata* preying upon *Nereis diversicolor*: deploying contrasting capture modes dependent on prey availability. *Marine Ecology Progress Series,* 56: 255-269.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Nereis diversicolor occupe des sédiments sableux ou vaseux des milieux saumâtres; cette espèce est présente dans des estuaires et lagunes côtières (JENSEN, 1988; OZOH & JONES, 1990), où elle constitue une partie importante de la chaîne trophique estuarienne, comme prédateur d'autres organismes benthiques (RÖNN *et al.*, 1988).

En ce qui concerne sa distribution géographique, *N. diversicolor* peut être trouvée depuis le Maroc (GILLET, 1993) jusqu'en Scandinavie, aussi bien dans les eaux froides et saumâtres de la Mer Baltique que dans les lagunes chaudes et hypersalées de la Mer Noire (METTAM, 1979). Dans la Mer Caspienne, l'existence de cette espèce a été mise en relation avec la présence humaine (SMITH, 1963).

Dans la Péninsule Ibérique, plusieurs études ont porté sur les populations de *N. diversicolor* a) de la côte portugaise [GONÇALVES & RIBEIRO (1987) sur l'estuaire du Mondego; CRUZ (1979) sur la lagune de Saint-André; LOPES DA SILVA (1993) dans l'estuaire du Mira; ABRANTES (1995) dans la Ria de Aveiro; FIDALGO E COSTA & CANCELA DA FONSECA (1995) dans les rivière de Odeceixe, Aljezur et Carrapateira]; b) de la côte espagnole [SOLA & IBAÑEZ (1990) dans l'estuaire du Bidasoa; GARCIA-ARBERAS & RALLO (1993) sur la côte du Pays Basque; DUESO & SARDA (1994) dans la lagune de St. Margarita (Rosas) ; ARIAS & DRAKE (1995) dans la baie de Cadiz]. Les rivières d'Odeceixe, Aljezur et Carrapateira, avec leur bassin hydrographique d'une surface respectivement égale à 250, 200 et 110 km^2, sont responsables du drainage dans le sud-ouest du Portugal. Pendant toute la durée de l'échantillonnage, les estuaires d'Odeceixe et Aljezur étaient en communication directe avec la mer, alors que la rivière de Carrapateira était fermée pendant la plus grande partie de l'année; cette dernière a été ouverte uniquement au cours de très forts orages dans le sud Portugal.

Des échantillons mensuels ont été prélevés en périodes de marée basse, entre mai 1993 et mai 1994, en utilisant un carottier de 201 cm^2 d'aire introduit à une profondeur d'environ 30 cm. Les cinq réplicats totalisent une aire de 0,1 m^2. Les contenus ainsi obtenus ont ensuite été passés à travers un tamis de 0,5 x 0,5 mm de vide de maille (OLIVE & GARWOOD, 1981; HUMPHREYS, 1985; GILLET, 1990; SARDA, communication personnelle). Pour les échantillons larvaires, (jusqu'à 19 segments d'après Dales, 1950), trois carottes plus petites (6,6 cm^2 par 10 cm de profondeur) couvrant 19,8 cm^2 ont été obtenues (HEIP & HERMAN, 1979). Les contenus ont été tamisés au travers d'une maille carrée de 0,2 x 0,2 mm (METTAM, 1979; 1981). Au moment de chaque échantillonnage et pour chaque station, la salinité (S ‰), la température (T °C) et la quantité d'oxygène dissous (ppm) ont été mesurées dans la couche la plus profonde.

Source : MNHN

Les longueurs du prostomium, péristomium et premier sétigère (L_3) ont été utilisées comme mesures somatiques (GILLET, 1990 et 1993). Ces mesures ont ensuite été utilisées pour déterminer la biomasse, identifier des cohortes, mesurer la croissance et déterminer la production secondaire. Le programme ELEFAN® a été utilisé avec la méthode de BHATTACHARYA (1967) pour l'analyse des différentes cohortes. Pour évaluer la production secondaire de l'espèce, deux méthodes ont été utilisées : pour les cohortes qui pouvaient être facilement suivies, la production a été estimée en ajoutant l'incrément de biomasse obtenu pour un échantillon à celui obtenu le mois suivant. Quand l'identification des cohortes n'était pas possible, la production secondaire a été obtenue en utilisant la méthode de la cohorte annuelle unique (HYNES & COLEMAN, 1968 ; HAMILTON, 1969 ; BENKE, 1979) d'après la formule proposée par CORNET (1986).

Les moyennes des paramètres environnementaux "température" (en °C), "salinité" (en ‰) et "oxygène dissous" (en ppm), obtenues pour chaque station côtière, étaient : 15,6 °C, 31,7 ‰ et 8,6 ppm pour Odeceixe, 17,5°C, 29 ‰ et 8.8 ppm pour Aljezur, 19.5°C, 15 ‰ et 9.9 ppm pour Carrapateira. Les densités obtenues sont égales à : 1126, 957 et 337 ind.m^{-2} pour les adultes, 15927, 8538 et 433 ind.m^{-2} pour les larves. Odeceixe présente un taux de biomasse annuel de 85,65 g m^{-2}, une production annuelle de 12,83 g m^{-2} et un index P/B de 1,95. À Aljezur, le taux de biomasse annuel est de 99,96 g m^{-2}, la production annuelle de 26,68 g m^{-2} et l'index de P/B de 3.08. Carrapateira présente un taux annuel de biomasse de 40,14 g m^{-2}, une production annuelle de 12,31 g m^{-2} et l'index de P/B de 4.0.

L'objectif principal de cette étude était de suivre, au cours du temps, la variation de *N. diversicolor* sur la côte SW du Portugal. Trois localités différentes ont été sélectionnées, de façon a obtenir une variabilité régionale. Cette comparaison doit permettre d'évaluer si les facteurs locaux, spécifiques de chacun des trois sites choisis, sont plus importants que les facteurs régionaux pour conditionner le cycle de vie de cette espèce.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (4) 1998 : 535-546

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

RÉFLEXIONS SUR LES RELATIONS SOL - VÉGÉTATION : TROIS EXEMPLES DU JURA SUR MATÉRIEL ALLOCHTONE*

Elena HAVLICEK[1], Jean-Michel GOBAT & François GILLET

[1]Laboratoire d'écologie végétale et de phytosociologie, Institut de botanique
Rue Émile-Argand 11, CH-2007 Neuchâtel, Suisse.

SUMMARY
(original scientific paper)

REFLECTIONS ON RELATIONSHIPS BETWEEN VEGETATION AND SOILS: THREE EXAMPLES ON ALLOCHTONOUS MATERIAL IN THE JURA MOUNTAINS.
Study of spatial and temporal relations between soil and vegetation requires explicit identification of organization level of phyto-ecological systems. Three phytocoenoses, developed on soils formed by loess deposit over limestone bedrock, illustrate different relations, vertical and horizontal, between the elements of these systems.
Finally, the problem of the choice of an adequate temporal scale for the perception of vegetation and soil dynamics is assessed. Vegetation organization is the mirror of the soil organization, on either side of the level zero, represented by the litter, at the interface between soil and vegetation. Thus a symetrical process can be recognized but with a time scale with an order of magnitude 10 for the vegetation evolution.

KEY WORDS: Soil-vegetation relationships - Organization levels of phyto-ecological systems - Pedogenesis on loess - Synusial phytosociology - Duration of evolution.

RÉSUMÉ
(travail original)

L'étude des relations spatiales et/ou temporelles qui unissent la végétation et les sols doit passer par une identification formelle des niveaux d'organisation des systèmes phyto-écologiques en relation avec ceux des sols. Dans le contexte des sols issus de limons allochtones sur roche calcaire, trois phytocénoses illustrent les différentes relations, tant verticales qu'horizontales, qui lient les éléments au sein du système.
Finalement, l'attention est portée sur les pas de temps respectifs nécessaires à l'évolution et/ou le renouvellement du sol et de la végétation, en considérant séparement les différents horizons pédologiques et strates végétales.

MOTS CLÉS : Relations sol-végétation - Niveaux d'organisation des systèmes phyto-écologiques - Pédogenèse sur loess - Phytosociologie synusiale - Temps d'évolution.

INTRODUCTION

La compréhension des relations spatiales et temporelles qui unissent le sol et la végétation est un des thèmes majeurs et des plus anciens de l'écologie végétale. D'innombrables cas concrets ont été décrits dans la littérature phytosociologique et écologique. Néanmoins, peu d'auteurs abordent clairement la pertinence de la perception des niveaux d'organisation de la végétation en relation avec ceux du sol. Ils décrivent globalement, de manière plus ou moins fonctionnelle, les correspondances entre types de sol et groupements végétaux, notamment sur des toposéquences schématisées. C'est le cas de BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926), BARTOLI & BURTIN (1979), GALLAND (1982), GOBAT *et al.* (1990) dans les Alpes, de RICHARD (1961), BÉGUIN (1972), BRUCKERT & GAIFFE (1980), GOBAT (1984), MICHALET (1980), GUENAT (1987) dans le Jura ou encore de BECKER (1971) ou THÉVOZ (1989) dans différents écosystèmes de plaine. L'importance de l'interaction entre le développement du sol et la dynamique de la végétation dans les successions primaires avait déjà été relevée par LEPART et ESCARRE (1983), citant notamment des travaux américains (CROCKER & MAJOR, 1955 ; CROCKER & DICKSON, 1957 ; ROBERTSON & VITOUSEK, 1981).

---

* Manuscrit reçu le 18 mars 1998 ; version révisée acceptée pour publication le 18 décembre 1998.
[1]Ce travail fait partie de la thèse de l'auteur principal. Adresse de contact : Francois. Gillet@bota. unine. ch
[2]À partir de matériaux végétaux et minéraux bruts, on estime à une ou quelques décennies la durée nécessaire à la formation des premiers complexes organo-minéraux stables (STREHLER, 1997).

Source : MNHN

Il apparaît, à la lecture de ces travaux (et d'autres qui n'ont pas été cités ci-dessus), que leurs auteurs n'abordent que rarement de manière explicite les différences d'échelle au sein d'une phytocénose. Ils discutent, par exemple, la relation qui unit un type de sol et une phytocénose forestière dans son ensemble, sans tenir compte de l'espace vital ni de l'inertie de réaction des différents organismes qui la composent ; pourtant les rhizosphères des mousses, des herbacées ou des arbres occupent des horizons pédologiques dont les caractéristiques physico-chimiques peuvent être très différentes. Une approche adaptée à chaque niveau d'organisation de la végétation s'avère indispensable.

En n'identifiant pas formellement les niveaux d'organisation des systèmes phyto-écologiques, certains auteurs ont été amenés à négliger les aspects temporels et spatiaux, confondant ainsi une zonation observée (toposéquence) avec une réelle succession (chronoséquence). Plusieurs auteurs ont d'ailleurs montré toute la difficulté à passer correctement d'une observation synchronique à une interprétation diachronique (BOURNERIAS, 1959 ; MARGALEFF, 1968 ; ALLIER & LACOSTE, 1981 ; LEPART & ESCARRE, 1983). La conception classique d'une évolution convergente pour la végétation (climax) et le sol (pédoclimax) dans un contexte climatique donné, inaugurée par le travail de BRAUN-BLANQUET & JENNY (1926), est remise en question par de nombreuses études. Par exemple, GALLAND (1982) montre que le *Caricetum firmae*, pelouse alpine considérée classiquement comme un groupement pionnier, est en réalité remarquablement stable et installé sur un sol lithocalcique qui n'entretient aucune relation génétique avec les sols bruns plus profonds avoisinants. Lors d'une étude fine des relations entre le sol et la végétation du Chasseron (Jura vaudois), GOBAT *et al.* (1989) décrivent une mosaïque de sols liée à une microtopographie en creux et en bosses. Ces sols dépendent étroitement de leur substrat. Dans les creux, sur dépôt limoneux allochtone, ils évoluent dans une voie acide, alors que la pédogenèse des sols minces formés sur les buttes dépend d'une ambiance calcaire. Malgré la faible distance qui sépare ces deux types de sol (de l'ordre du mètre), leur origine différente exclut toute possibilité de relations temporelles entre eux et, par conséquent, entre les communautés végétales qu'ils supportent.

Enfin, il convient de se poser la question si le sol et la végétation sont réellement interdépendants du point de vue fonctionnel ou s'il s'agit d'une évolution convergente due à un facteur global climatique ou, éventuellement, à une intervention anthropique. S'il est nécessaire, dans un premier temps, d'envisager des liens de causalité linéaire dans les relations possibles entre sol et végétation, il est également indispensable de considérer par la suite le fonctionnement global de l'écosystème en s'attachant particulièrement aux rétroactions intervenant dans son évolution. Cette approche systémique, appliquée par GALLANDAT *et al.* (1995) aux pâturages boisés du Jura suisse, a mis par exemple en évidence l'effet d'assèchement du sol autour des arbres dans un contexte de sols à nappe perchée temporaire et, corollairement, l'évolution d'une végétation à tendance hygrophile du pâturage ouvert vers un groupement sur sol plus sec, sous les arbres. Les résultats de ce type d'approche permettent de prédire l'évolution du système observé dans une optique de gestion.

En résumé, ces différents travaux mettent tous en évidence la difficulté qu'il y a de choisir correctement les niveaux d'organisation à comparer entre le sol et la végétation, ainsi que la nécessité d'études fines mettant en évidence des situations-types, comme le montrent LEPART & ESCARRE (1983) : "Nos connaissances sur la succession végétale ne sont pas toujours très fiables et comportent de sérieuses lacunes. Ainsi, les critères utilisés pour reconstituer des séries dynamiques sont en général très intuitifs et ne se fondent souvent que sur l'analyse de la physionomie de la végétation (...). Dans ces conditions, il semble nécessaire de conduire des études descriptives détaillées (synchroniques ou diachroniques) ; elles devraient aider à démêler ce qui est du ressort de l'observation de ce qui est du ressort de l'imagination."

Trois études récentes (GILLET, 1986 ; GOBAT *et al.*, 1989 ; GALLANDAT *et al.*, 1995) fournissent quelques éléments de réponse à ces questions dans le cas de la végétation et des sols sur matériel allochtone dans le Jura. À la suite de ces travaux, trois phytocénoses nous servent à illustrer les relations spatiales et temporelles mutuelles entre le sol et la végétation. Les trois sites choisis se situent dans un contexte pédologique particulier qui, malgré son extension importante sur la chaîne jurassienne, n'a été que peu étudié. Il s'agit en effet de sols développés sur un matériel allochtone d'origine cristalline déposé sur la roche calcaire en place (POCHON, 1978 ; GAIFFE, 1987 ; JOUAFFRE, 1989 ; HAVLICEK & GOBAT, 1996).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LOCALISATION DES PHYTOCÉNOSES ÉTUDIÉES

Les stations étudiées sont toutes situées dans le massif du Jura (FIG. 1).

La phytocénose I, illustrant des relations verticales liées à la stratification pédologique et biologique, est une hêtraie-chênaie de l'étage montagnard inférieur du plateau d'Ornans (Bois de Curon, Chassagne-Saint-Denis, Doubs, France, altitude 560 m).

La phytocénose II est un pâturage de l'étage subalpin de la Haute-Chaîne (Chasseron, Sainte-Croix, Vaud, Suisse, altitude 1 500 m), qui fournit un exemple de relations horizontales liées à la microtopographie.

La phytocénose III est un bois pâturé de l'étage montagnard moyen des Franches-Montagnes (Les Vacheries,

Source : MNHN

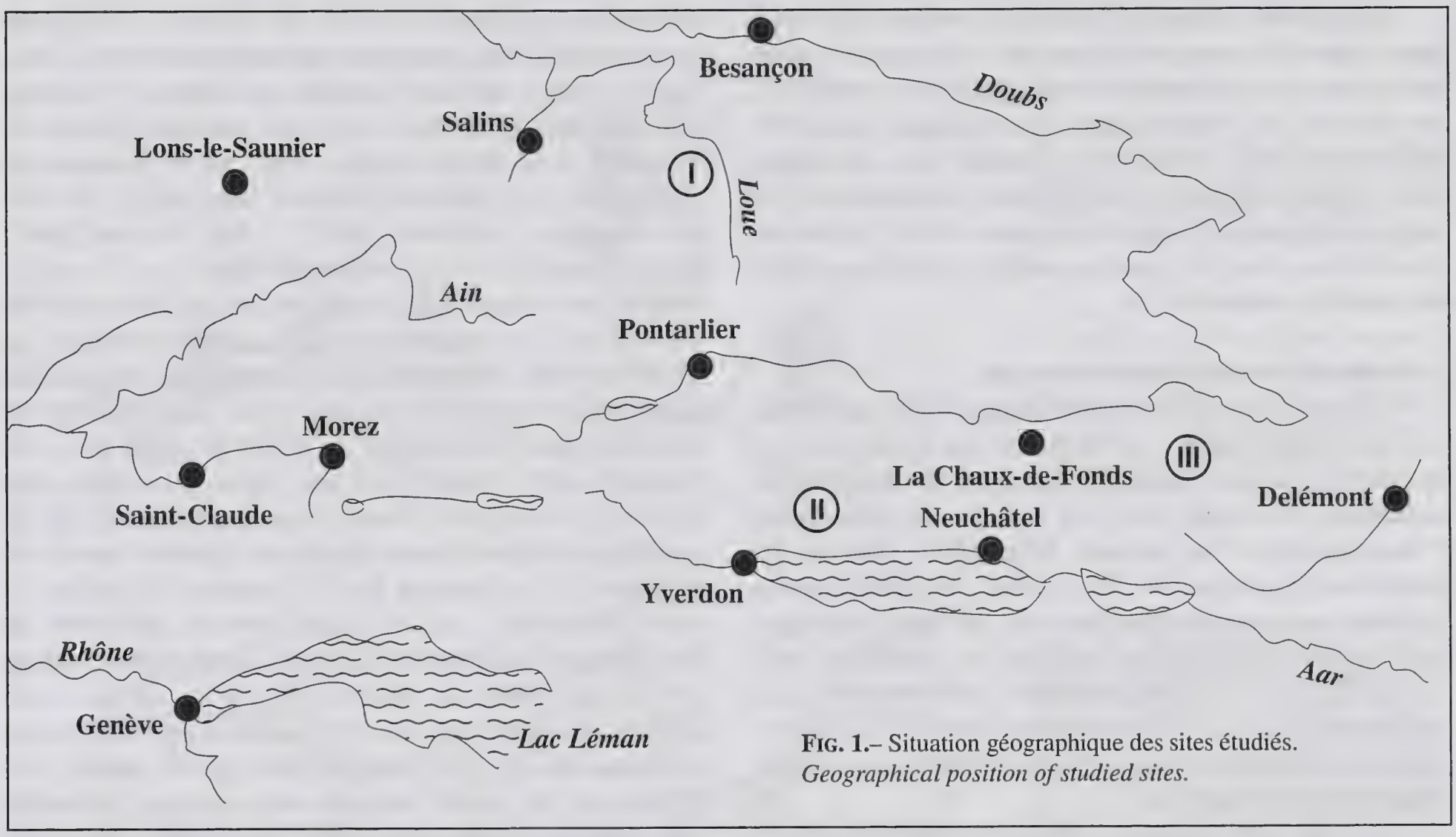


FIG. 1.– Situation géographique des sites étudiés.
Geographical position of studied sites.

Les Breuleux, Jura, Suisse, altitude 1'030 m), qui permet d'aborder le problème des relations horizontales d'origine biotique.

MÉTHODE DE DESCRIPTION DE LA VÉGÉTATION

La phytosociologie synusiale intégrée

L'étude de la végétation utilise les concepts et les méthodes de la phytosociologie synusiale intégrée (GILLET, 1986; GILLET *et al.*, 1991). Selon cette démarche, la phytocénose constitue le deuxième niveau d'organisation des communautés végétales, le premier niveau correspondant aux synusies arborescentes, arbustives, herbacées et muscinales dont l'arrangement régulier détermine la structure de la phytocénose. Les synusies végétales sont des communautés unistrates liées à des conditions abiotiques et biotiques uniformes, réunissant un ensemble d'organismes végétaux à une échelle spatio-temporelle précise. La phytocénose est décrite comme un système plus ou moins complexe de synusies liées spatialement (contacts, superpositions) et temporellement (relations dynamiques).

Utilisation des valeurs écologiques indicatrices

L'application des valeurs écologiques indicatrices de LANDOLT (1977) aux relevés synusiaux, et non à l'ensemble de la phytocénose, comme c'est habituellement le cas, permet de déduire plus précisément les conditions édaphiques locales (pH, richesse trophique, humidité, richesse en humus, texture et aération du sol) à partir de la composition floristique et des connaissances préalables sur les préférences écologiques des espèces. Bien qu'empirique, cette méthode indirecte présente l'avantage d'aborder le milieu par le biais de la végétation et d'approcher ainsi l'environnement tel qu'il est perçu par les plantes.

La distribution des valeurs écologiques indicatrices des différentes espèces d'un relevé peut être représentée à l'aide d'un histogramme, ces valeurs étant des indices semi-quantitatifs compris entre 1 à 5. Une moyenne pondérée de chaque valeur indicatrice peut être calculée pour chaque relevé synusial (GALLANDAT *et al.*, 1995). Des écogrammes permettent de représenter la variation des valeurs indicatrices moyennes des relevés selon deux axes écologiques.

Pour l'étude des variations verticales, on compare les distributions des valeurs indicatrices des synusies herbacées, arbustives et arborescentes. Pour celle des variations horizontales, seules les synusies herbacées sont prises en compte, le système racinaire d'un seul arbre pouvant explorer différents sols en mosaïque.

MÉTHODE DE DESCRIPTION DES SOLS

La phytosociologie synusiale intégrée se caractérise par une grande finesse de perception du milieu étudié. Pour la compréhension des relations entre les synusies et les sols, l'échantillonnage de ces derniers doit adopter la même finesse, ceci tant dans la perception horizontale que verticale. La variation de la couverture pédologique est souvent plus importante qu'on ne le suppose et il n'est pas rare de rencontrer des sols très différents à quelques décimètres de distance.

Source : MNHN

La méthode synusiale distingue les strates de la végétation essentiellement en fonction de la hauteur de l'appareil aérien. Il est néanmoins nécessaire de considérer la stratification de l'enracinement des végétaux, qui reflète plus ou moins la stratification aérienne. Les caractéristiques physico-chimiques des horizons pédologiques peuvent en effet varier de façon importante selon leur profondeur, surtout dans le contexte abordé ici (dépôts silicatés sur matériel calcaire).

Méthode de description sur le terrain

La description des sols sur le terrain s'effectue à partir de fosses pédologiques. Les horizons sont d'abord perçus en fonction de leur couleur. Celle-ci est un des premiers caractères physiques que l'on utilise pour déterminer l'homogénéité d'un horizon. Elle reflète souvent les conditions de pédogenèse. Par la suite, on note la texture et la structure des différents horizons. On détermine également la charge en éléments grossiers, les traces de l'activité biologique et la profondeur d'enracinement de la végétation. Le pH de chaque horizon est mesuré et la présence de carbonate de calcium est vérifiée au moyen de l'acide chlorhydrique 6N.

Les sols sont nommés d'après le Référentiel pédologique (BAIZE et GIRARD, 1995).

Analyses minéralogiques

Des échantillons de sol ont été prélevés en vue des analyses minéralogiques. Celles-ci permettent de détecter une éventuelle discontinuité entre la composition minéralogique du substrat rocheux en place et celle du sol. Les échantillons sont traités au Laboratoire de minéralogie, pétrographie et géochimie de l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel, selon les méthodes de KÜBLER (1987). Les minéraux majeurs des sols prélevés sont quantifiés au moyen des intensités des pics de diffraction des rayons X sur les poudres désorientées. Le dosage semi-quantitatif des éléments majeurs par étalons externes, qui tient compte des coefficients d'absorption massiques, a été adapté au diffractomètre SCINTAG™ XDS 2000. Une partie des minéraux ne peut être dosée ; elle correspond essentiellement à des minéraux argileux pour lesquels il n'existe pas, à l'heure actuelle, de bon standard défini sur SCINTAG™.

RESULTATS

RELATIONS ENTRE LA STRATIFICATION DE LA VÉGÉTATION ET CELLE DU SOL : L'EXEMPLE DE LA PHYTOCÉNOSE I

Un exemple de ce type de relation a été observé par GILLET (1986, 1988) dans certaines phytocénoses forestières de hêtraies-chênaies des premiers plateaux du Jura français. Dans le Jura tabulaire, des formations superficielles quaternaires ("limons de plateau") d'origine controversée et de profondeur variable recouvrent la surface des bancs calcaires parsemés de dolines. L'analyse minéralogique du sol met en évidence une forte proportion de quartz et de phyllosilicates, ainsi que la présence de plagioclases. Ces derniers minéraux sont absents du substrat séquanien (JOUAFFRE, 1989). Ce fait, lié à une distribution granulométrique homogène dans tout le profil, indique une provenance allochtone du matériel natif du sol, même si son origine n'est pas clairement établie. La similitude des diagrammes minéralogiques du plateau d'Ornans avec ceux du plateau d'Ajoie (Jura) semblerait indiquer comme matériel originel le loess vosgien (GUÉLAT, comm. orale). Dans une phytocénose décrite sur le plateau de Montrond (Doubs, France, altitude 450 m), le caractère calcicole et neutrophile des synusies arbustives et arborescentes contraste avec le caractère acidocline — voire acidophile — de la synusie herbacée dominante et des synusies muscinales épigéiques. L'explication fournie par GILLET (1988) est que les racines des arbres et des arbustes calciphiles explorent les horizons profonds du sol au contact de la roche calcaire, alors que la plupart des éléments de la synusie herbacée sont enracinés exclusivement dans les limons superficiels. La présence dans cette même phytocénose de synusies muscinales épiphytiques à caractère calciphile à la base des troncs — avec parfois même *Ctenidium molluscum*, une mousse des rochers calcaires ombragés — semble confirmer que les arbres explorent des horizons pédologiques profonds riches en calcium, lequel doit se retrouver dans l'écorce. Ce contraste entre les caractères écologiques indicateurs des synusies peut être fréquemment observé dans les forêts des premiers plateaux du Doubs et suggère l'importance de la stratification racinaire en rapport avec les dépôts limoneux superficiels. Il convenait de confirmer ces hypothèses par une description plus précise du sol et de l'enracinement.

Une étude complémentaire nous a permis de décrire dans une station du plateau d'Ornans (phytocénose I) un sol relevant des BRUNISOLS OLIGOSATURÉS, issu de loess, sur une dalle de calcaire beige clair compact et micritique du Séquanien (FIG. 2). La double origine du sol, limons allochtones et calcaire, explique la stratification des caractères physico-chimiques. Les bryophytes épigées *(Polytrichum formosum, Atrichum undulatum, Calypogeia fissa)* et les plantes herbacées à enracinement peu profond *(Luzula pilosa, Carex umbrosa, Pteridium aquilinum, Lathyrus montanus)* explorent un sol limoneux, relativement acide (pH de 4,5 à 5,0) qui ne subit pas l'influence de la roche calcaire. Les arbres *(Quercus petraea, Fagus sylvatica, Sorbus aria, Acer opalus, A. campestre, Carpinus betulus, Prunus avium)* et les arbustes *(Lonicera xylosteum, Ligustrum vulgare, Rosa arvensis)* dont les racines atteignent la zone d'influence du calcaire jouissent d'un milieu riche en cations basiques. Celui-ci se limite à

Source : MNHN

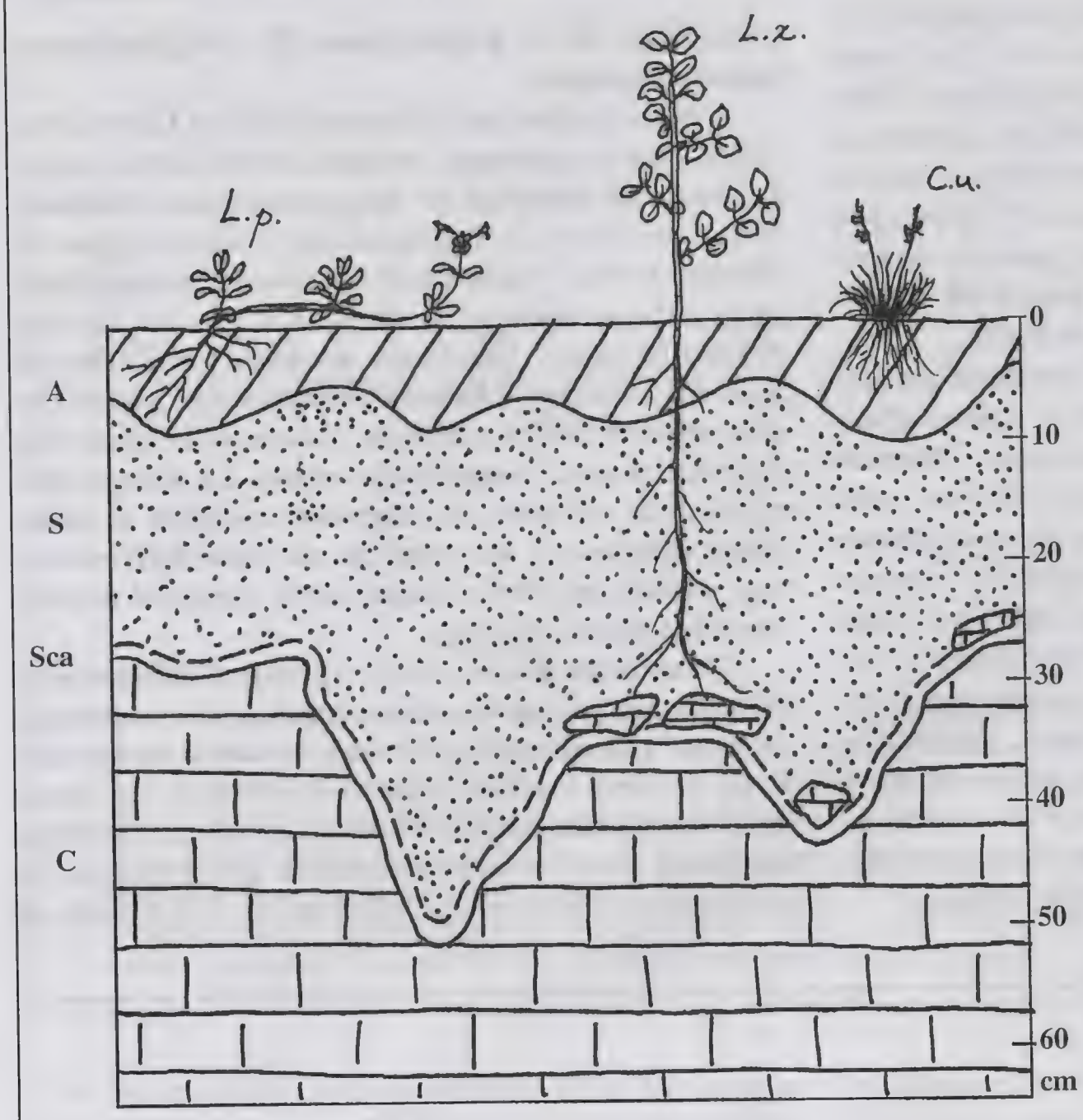


FIG. 2.– Relations verticales comparées entre les strates végétales et les couches pédologiques : phytocénose I, Bois de Curon (*L.p. : Lonicera periclymenum ; L.x. : Lonicera xylosteum ; C.u. : Carex umbrosa*).

Compared vertical relations between vegetal stratification and pedological horizons : phytocoenosis I, Bois de Curon (L.p. : Lonicera periclymenum*; L.x. :* Lonicera xylosteum *; C.u. :* Carex umbrosa*).*

A	microgrumeleux, limoneux brun foncé. pH = 4,5 ; HCl = 0
S	anguleux, limoneux, ocre jaune. pH = 5,0 ; HCl = 0
Sca	fondu, limono-argileux, gris ocre. pH = 7,0 ; HCl = 1
C	roche-mère compacte, Séquanien

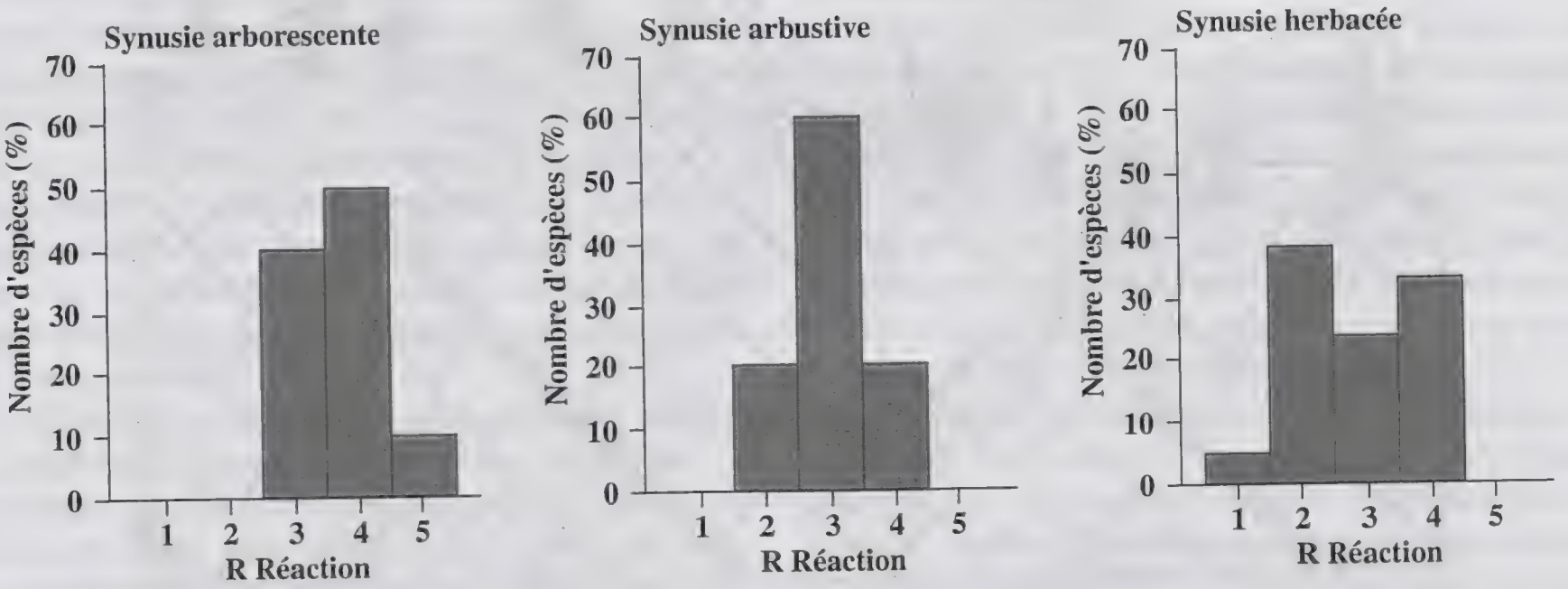


FIG. 3.– Distribution comparée de la valeur indicatrice de réaction R (LANDOLT, 1977) des synusies arborescente. arbustive et herbacée d'une hêtraie-chênaie montagnarde de plateau (phytocénose I, Bois de Curon).

Compared distribution of the indicator value of reaction R (LANDOLT, 1977) of the tree, shrub and herb synusiae in a moutainous plateau oak-beech-forest (phytocoenosis I, Bois de Curon).

Source : MNHN

un horizon très fin dans le cas présent, en raison de la nature compacte de la roche. Cette ségrégation écologique des strates se traduit nettement dans la distribution de la valeur indicatrice de réaction R (LANDOLT, 1977) des espèces dans les relevés des synusies arborescente, arbustive et herbacée de cette phytocénose (FIG. 3). Le mode de la distribution passe de 4 (milieu neutre riche en cations basiques) pour la synusie arborescente à 3 (milieu peu acide assez riche en cations basiques) pour la synusie arbustive, puis à 2 (milieu acide et pauvre en cations basiques échangeables) pour la synusie herbacée.

La stratification aérienne ne reflète cependant que globalement la stratification souterraine. Deux espèces arbustives, appartenant au même genre botanique, illustrent l'antagonisme des conditions trophiques d'un seul profil de sol (voir FIG. 2). *Lonicera periclymenum*, petit arbuste acidocline lianescent à enracinement superficiel, exprime les conditions écologiques d'oligotrophie qui règnent dans les trente premiers centimètres du sol. Cette espèce côtoie un autre chèvrefeuille, *Lonicera xylosteum*, qui exige quant à lui un sol riche en cations basiques ; sa présence s'explique par un enracinement profond, jusqu'à 50 cm, à proximité immédiate de la source de calcium. Significativement, les individus juvéniles de *Lonicera periclymenum* sont très abondants dans la strate herbacée.

RELATIONS ENTRE LA MOSAIQUE DE LA VÉGÉTATION ET CELLE DE LA COUVERTURE PÉDOLOGIQUE

L'exemple de la phytocénose II : végétation et microtopographie

L'étude réalisée par DUCKERT (1987) et GOBAT *et al.* (1989) dans les pâturages subalpins du Chasseron met en évidence une mosaïque de deux groupements végétaux, dont l'un relève de l'alliance phytosociologique du *Nardion strictae* (*Campanulo-Nardetum chaerophylletosum*, pelouse maigre acidophile à *Nardus stricta, Potentilla aurea, Vaccinium myrtillus*) et l'autre du *Seslerion albicantis* (*Alchemillo-Seslerietum gentianetosum*, pelouse maigre calcicole à *Alchemilla conjuncta, Sesleria albicans, Sanguisorba minor*). La juxtaposition régulière de ces unités de végétation calciphile et acidophile, séparées par des zones de transition inférieures à deux mètres, peut être expliquée par la proximité de deux types de sols très différents.

L'alternance plus ou moins régulière d'affleurements de bancs calcaires et de minces couches plus marneuses, résistant différemment à l'érosion, a modelé un paysage formé de creux (cuvettes, rigoles) et de bosses. Un apport de limons allochtones post-würmiens et leur accumulation secondaire dans les creux a contribué à la formation de deux sols aux roches-mères différentes sur une distance de

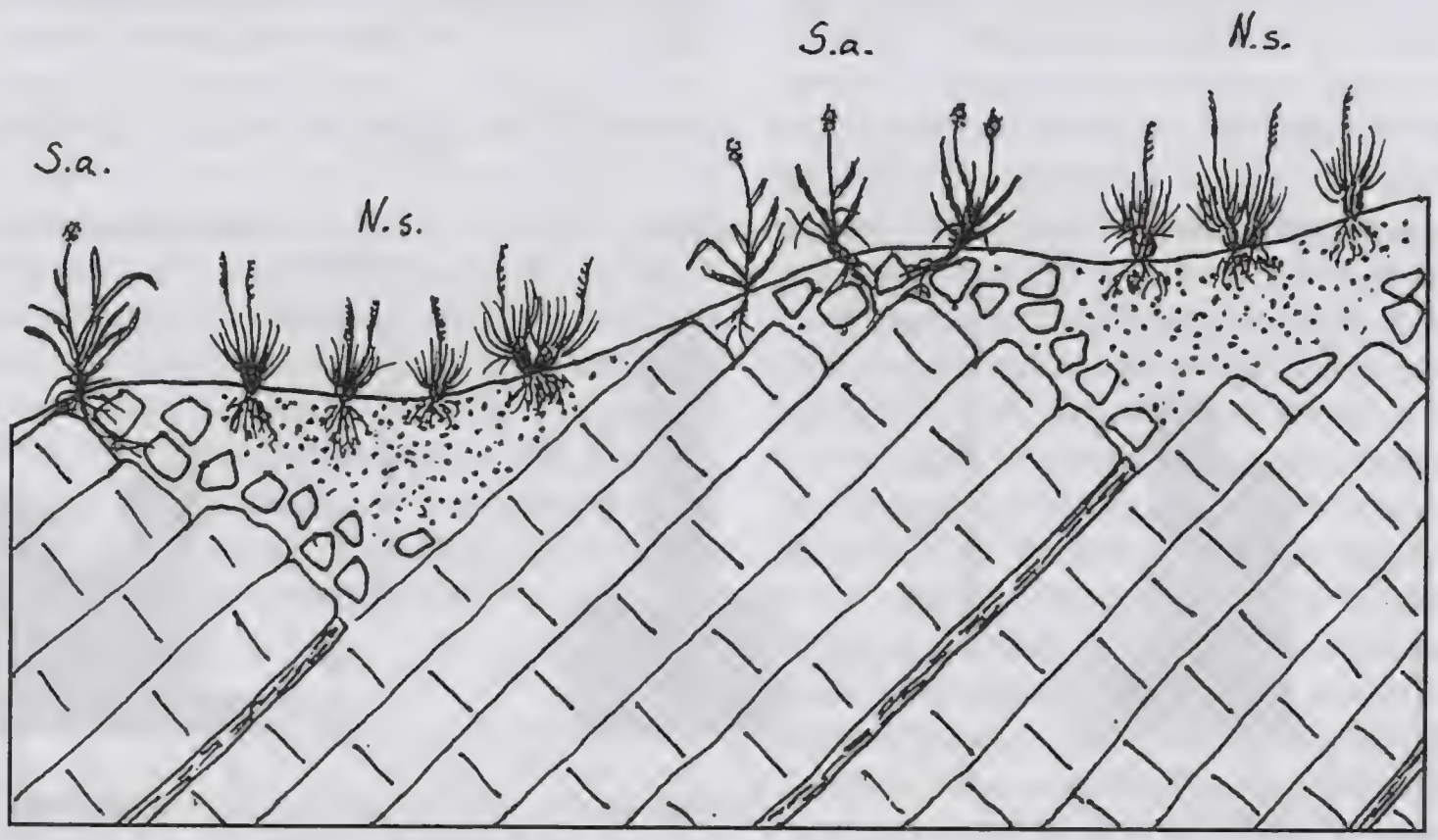


FIG. 4.– Relations horizontales spatiales entre les groupements végétaux et les types de sols : phytocénose II, Chasseron *(S.a. : Sesleria albicans ; N.s. : Nardus stricta*).
Spatial horizontal relations between vegetation and soil's mosaic : phytocoenosis II, Chasseron (S.a. : Sesleria albicans *; N.s. :* Nardus stricta*).*

Source : MNHN

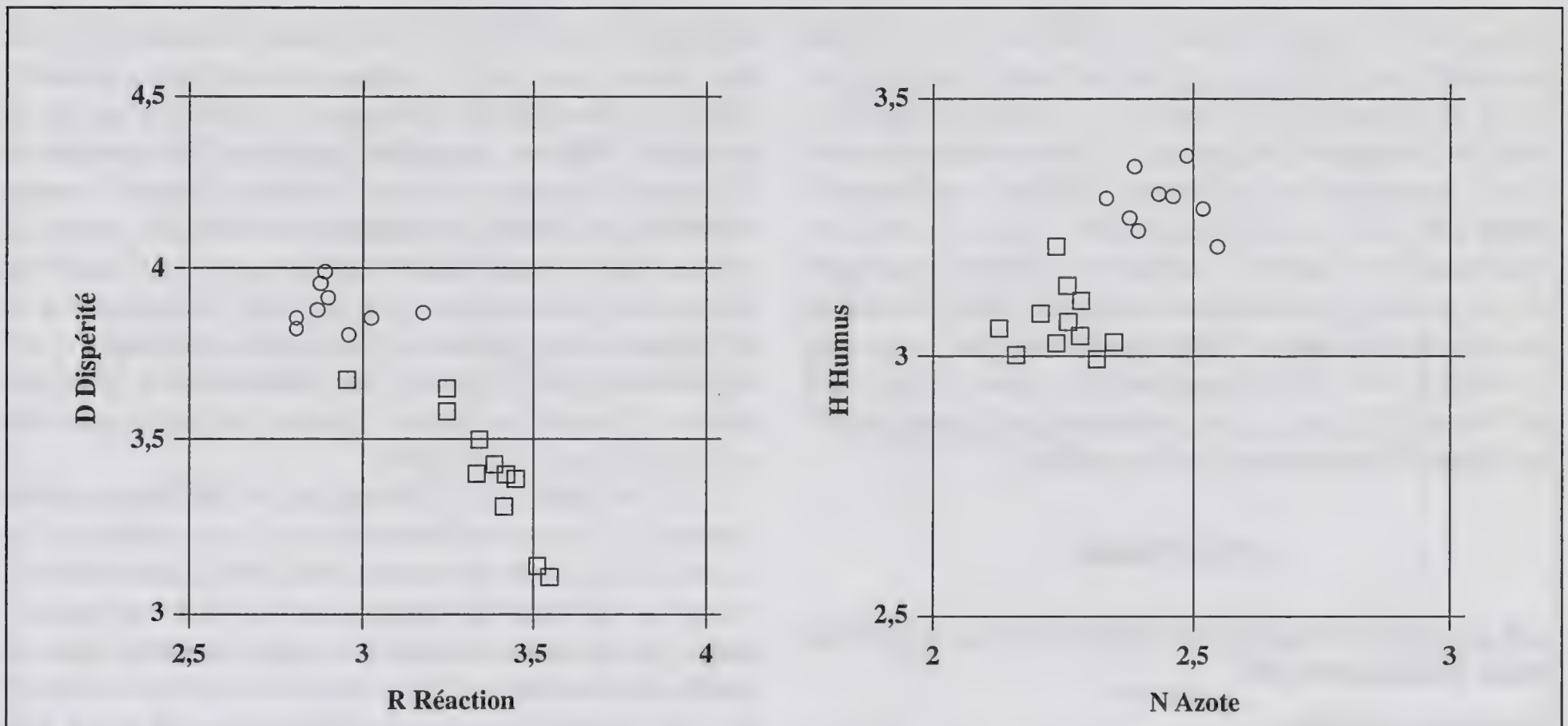


FIG. 5.– Écogramme des synusies herbacées d'une phytocénose de pâturage subalpin (phytocénose II, Chasseron). Valeurs écologiques indicatrices de réaction R, de dispersité D, d'azote N et d'humus H (LANDOLT, 1977) de 20 relevés appartenant à deux types de synusie en mosaïque (moyennes pondérées calculées à partir des relevés de DUCKERT, 1987) : pelouse maigre acidocline du *Nardion strictae* dans les creux, pelouse maigre calcicole du *Seslerion albicantis* sur les bosses.

Ecogrammme of the herbaceous synusiae in a subalpine pasture (phytocoenosis II, Chasseron). Ecological indicator values of reaction R, dispersion D, nutrient N and humus H (LANDOLT, 1977) for 20 relevés belonging to two types of synusiae in mosaic (weighted means calculated from the relevés of DUCKERT, 1987) : acidophilous oligotrophic lawn of the Nardion strictae *in the hollows, calcicolous oligotrophic lawn of the* Seslerion albicantis *on the hummocks.*

1 m. Sur les bosses, où le dépôt allochtone est extrêmement mince, la présence marquée du squelette calcaire oriente la pédogenèse dans une voie calcaire et donne naissance à des RENDISOLS. Les dépressions bénéficient quant à elles d'une accumulation de terre fine d'origine loessique, ce qui permet l'orientation de la pédogenèse dans une voie acide. Malgré la présence de roche calcaire en profondeur, on y observe des NEOLUVISOLS oligotrophes. Le *Seslerion* sur les RENDISOLS et le *Nardion* sur les NEOLUVISOLS correspondent donc bien à des conditions écologiques différentes, issues de deux roches-mères différentes (FIG. 4). Aucune relation temporelle ne peut être envisagée entre les groupements végétaux et entre les sols, malgré leur proximité.

Cette ségrégation édaphique horizontale est illustrée (FIG. 5) par la distribution des moyennes pondérées de quatre valeurs indicatrices des conditions édaphiques (LANDOLT, 1977) calculées à partir des relevés effectués par DUCKERT (1987) dans ces pâturages. La valeur de réaction R est plus élevée pour les relevés du *Seslerion* (pH plus élevé), tandis que la valeur de dispersité D, qui est liée à la texture, la structure, la porosité et l'aération du sol, est plus grande dans le cas du *Nardion* (texture plus fine). La valeur d'azote, indicatrice de la richesse trophique, est légèrement plus élevée pour le *Nardion*, ainsi que la valeur d'humus, révélatrice d'une plus grande richesse en matière organique et d'une minéralisation moins active.

L'exemple de la phytocénose III : végétation et relations biotiques

Les pâturages boisés de la région des Breuleux ont été recouverts par une importante couche de limons éoliens qui masquent la roche en place. Étudiés par GALLANDAT *et al.* (1995), les sols de ces pâturages boisés appartiennent principalement aux NEOLUVISOLS et aux BRUNISOLS OLIGOSATURÉS. Ils sont généralement profonds et acides. L'exemple de la phytocénose III montre que, malgré une certaine uniformité de la couverture pédologique, on y rencontre des groupements végétaux très diversifiés (FIG. 6).

Les valeurs indicatrices des relevés des synusies herbacées (FIG. 7) révèlent la variabilité des conditions édaphiques. Les facteurs déterminant la différenciation des synusies végétales sont ici essentiellement d'origine anthropique (fertilisation, pâture, coupes forestières) ou biotique (ombrage produit par les arbres, litière acidifiante). Un changement de ces conditions au cours du temps permet localement l'évolution d'un groupement végétal vers un autre et les relations temporelles sont donc envisageables dans ce système phytocénotique. Ainsi, la pelouse acidophile oligotrophe à *Nardus stricta* et *Carex pilulifera* peut

Source : MNHN

évoluer en un temps relativement bref vers un pré pâturé mésotrophe à *Agrostis capillaris* et *Carex sylvatica* sous l'effet de la fumure et du pacage. La synusie herbacée de sous-bois sciaphile et oligotrophe à *Galium rotundifolium* et *Oxalis acetosella* cède rapidement la place à une friche de coupe héliophile et eutrophe à *Rubus idaeus* et *Athyrium filix-femina* à la suite de l'abattage de l'épicéa sous lequel elle se trouvait. Le piétinement important dans les secteurs les plus ouverts, utilisés préférentiellement pour le passage du bétail, a pour effet d'augmenter les valeurs de dispersité et d'humidité du sol, qui se traduisent par l'apparition du pré piétiné à *Poa supina* et *Lolium perenne*.

DISCUSSION

RELATIONS ENTRE LES SYNUSIES ET LA COUVERTURE PÉDOLOGIQUE

Relations verticales

Les relations entre la végétation et le sol ne sont pas des processus linéaires. Dans un premier temps le substrat influence fortement la qualité de la végétation. L'apport allochtone joue le rôle de roche-mère, induisant ainsi des sols pauvres en cations basiques et une flore acidotolérante. La structuration biologique consécutive du sol se fait sous l'effet de la matière organique. En fonction de l'épaisseur du loess, une autre évolution apparaît lorsque la végétation a accès au matériau calcaire sous-jacent. La mise à disposition de cations basiques par le jeu des cycles biogéochimiques donne une nouvelle orientation à la pédogenèse et la végétation y intervient de manière forte, conditionnée par l'épaisseur des limons éoliens. Tant que ceux-ci l'isolent du substrat calcaire, elle reste inféodée aux conditions d'oligotrophie.

Le corollaire de ces affirmations est l'utilisation différenciée de l'espace racinaire par les trois strates de la végétation. La strate arborescente explore profondément le sol et ses radicelles se trouvent près de la source de calcium. La végétation herbacée se trouve confinée dans la partie supérieure du sol et les pH peuvent y être inférieurs de 2 ou 3 unités à ceux mesurés dans le bas du profil. Les racines des arbustes prospectent, quant à elles, une zone intermédiaire, dont les caractéristiques chimiques dépendent de l'antagonisme entre les mouvements descendants

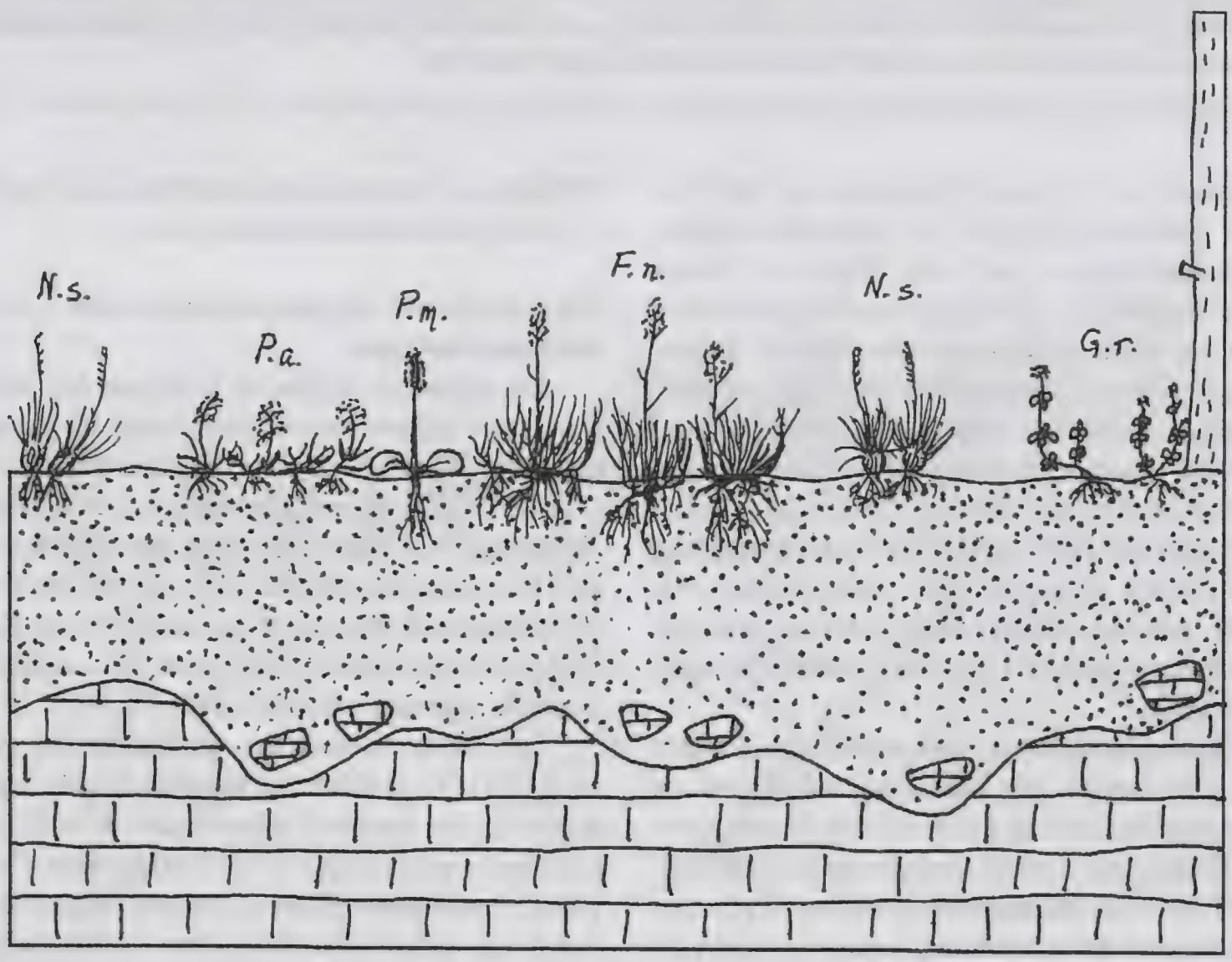


FIG. 6.– Relations horizontales temporelles entre groupements végétaux, sur un même type de sol : phytocénose III, Les Breuleux (*N.s. : Nardus stricta ; P.a. : Poa annua ; P.m. : Plantago major ; F.n. : Festuca nigrescens ; G.r. : Galium rotundifolium*).

Temporal horizontal relations vegetation communities, upon a homogenous thick loess deposit : phytocoenosis III, Les Breuleux (*N.s. :* Nardus stricta*; P.a. :* Poa annua*; P.m. :* Plantago major*; F.n. :* Festuca nigrescens*; G.r. :* Galium rotundifolium*).*

Source : MNHN

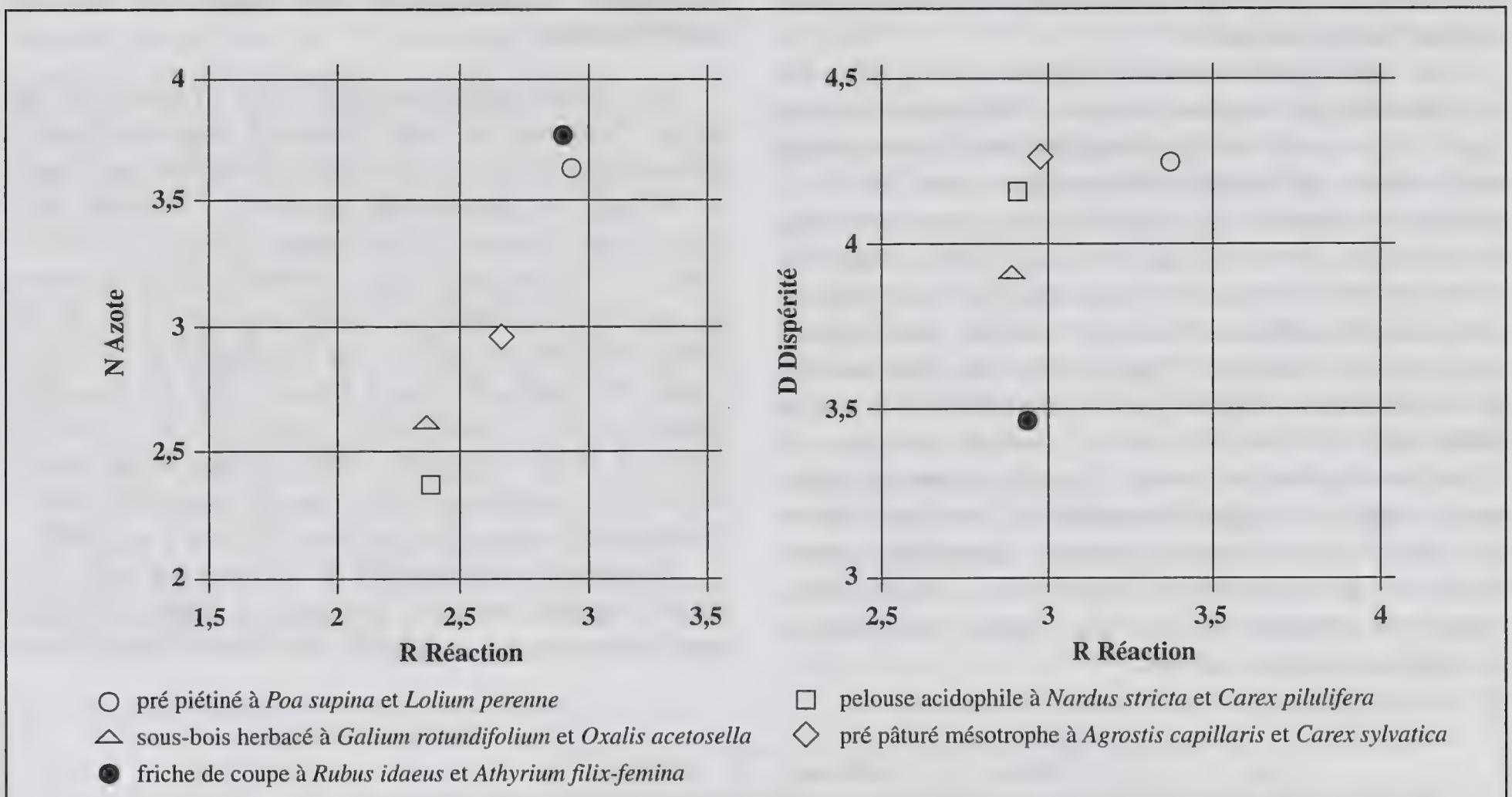


FIG. 7.– Écogramme des synusies herbacées d'un pâturage boisé montagnard (phytocénose III, Les Breuleux). Valeurs écologiques indicatrices de réaction R, d'azote N, d'humidité F et de dispersité D (LANDOLT, 1977) de 5 synusies herbacées en mosaïque (moyennes pondérées calculées à partir des relevés de GALLANDAT *et al.*, 1995) : pré piétiné eutrophe à *Poa supina* et *Lolium perenne*, pré pâturé mésotrophe à *Agrostis capillaris* et *Carex sylvatica*, pelouse acidophile à *Nardus stricta* et *Carex pilulifera*, sous-bois herbacé à *Galium rotundifolium* et *Oxalis acetosella*, friche de coupe à *Rubus idaeus* et *Athyrium filix-femina*.
Ecogrammme of the herbaceous synusiae in a moutainous wooded pasture (phytocoenosis III, Les Breuleux). Ecological indicator values of reaction R, nutrient N, humidity F and dispersion D (LANDOLT, 1977) for 5 herbaceous synusiae in mosaic (weighted means calculated from the relevés of GALLANDAT et al., 1995) : trodden eutrophic grazed meadow with Poa supina *and* Lolium perenne, *mesotrophic grazed meadow with* Agrostis capillaris *and* Carex sylvatica, *acidophilous oligotrophic lawn with* Nardus stricta *and* Carex pilulifera, *underwood lawn with* Galium rotundifolium *and* Oxalis acetosella, *clear-cut fallow with* Rubus idaeus *and* Athyrium filix-femina.

et les remontées biogéochimiques des éléments. Ces trois strates, spatialement superposées, vivent ainsi dans trois milieux pédologiques différents (FIG. 3).

L'explication de l'hétérogénéité de la végétation pressentie par GILLET (1988) pour le site du Curon est que les racines des arbres et des arbustes calciphiles explorent les horizons profonds du sol au contact de la roche calcaire, alors que la plupart des éléments de la synusie herbacée sont enracinés exclusivement dans les horizons superficiels, dont l'origine et les caractéristiques ne sont pas discutées dans ce travail. Cette hypothèse a été pleinement vérifiée par les nouvelles observations présentées ci-dessus (§ 3), qui se révèlent également valables pour comprendre les mélanges d'espèces relevés par GAIFFE & SCHMITT (1980) dans les forêts de l'étage montagnard du Jura. Ces auteurs, constatant la fréquence d'espèces acidophiles *(Vaccinium myrtillus, Pirola secunda, Polytrichum formosum)* dans des forêts de type "hêtraie à dentaire mésotrophe", suggèrent aussi un rôle de la stratification racinaire. Le sol, neutre mais très humifère, relève d'un ORGANOSOL CALCIQUE leptique (sol humo-calcique) et GAIFFE & SCHMITT considèrent que les espèces acidophiles sont liées à la litière épaisse et enracinées superficiellement.

Relations horizontales

Les deux exemples analysés montrent que dans le premier cas (phytocénose II) la mosaïque des synusies est directement conditionnée par la microtopographie et l'alternance spatiale de deux sols très différents; l'évolution concomitante de la végétation et des sols suit dans ce système deux voies parallèles dont les connexions ne concernent que les zones de transition spatiales (écoclines). Dans le deuxième cas (phytocénose III), lorsqu'un dépôt épais et étendu de loess masque les irrégularités de la roche sous-jacente, au contraire, les subtiles différences (traces d'hydromorphie, pH en surface, humus) entre les sols supportant des synusies herbacées fort différentes ne sont que l'effet secondaire des facteurs biotiques : c'est la dynamique de la végétation provoquée par l'action de l'homme (gestion forestière des bosquets et des clairières, fertilisation) et du bétail (piétinement, broutage, restitutions) qui détermine secondairement la

Source : MNHN

différenciation des propriétés édaphiques à partir d'un sol originellement uniforme.

Les deux types de relations, spatiale et temporelle, ont été observés par HALLER-ROHNER (1990) dans les pâturages du Creux-du-Van (Jura neuchâtelois). Cet auteur met en évidence une bonne correspondance entre les sols à ambiance calcaire et une végétation de pelouse calcicole. En revanche, les sols issus de limons éoliens (BRUNISOL OLIGOSATURÉ et NÉOLUVISOL) supportent soit des pelouses maigres oligotrophes (*Nardion*) soit des prés pâturés eutrophes (*Cynosurion*). L'analyse des sols démontre que le facteur déterminant le type de végétation est d'origine anthropique, lié à la fertilisation : contrairement aux sols calcaires relativement stables, les sols limoneux acides sont sensibles à l'apport d'engrais qui provoque l'élévation du pH et de la richesse trophique des horizons superficiels, ce qui détermine la régression des espèces nitrofuges et acidophiles au profit des espèces nitrophiles et neutrophiles des prés pâturés.

INERTIES COMPARÉES DU SOL ET DE LA VÉGÉTATION

Les inerties différentes des strates végétales ou des durées d'évolution de stades successifs rendent délicate la détermination du bon pas de temps Δt à choisir pour mettre en évidence les changements au sein de l'ensemble de la phytocénose, comme le mentionnent LEPART et ESCARRE (1983) : "Ces contraintes sur Δt rendent difficile l'analyse de successions allant des stades pionniers [ou, ici, les strates herbacées en forêt], dont l'espérance de vie est de l'ordre de l'année, aux stades forestiers [ou, ici, les strates arborescentes en forêt] dont l'espérance de vie est de l'ordre du siècle." Cette difficulté ne fait que croître dans le cas d'une comparaison avec le pas de temps nécessaire à l'évolution de chaque horizon du sol (GOBAT *et al.*, 1998).

Il est pourtant remarquable de constater que cette dynamique conjointe peut aussi être mise en évidence spatialement, verticalement, à l'échelle de la strate végétale et de

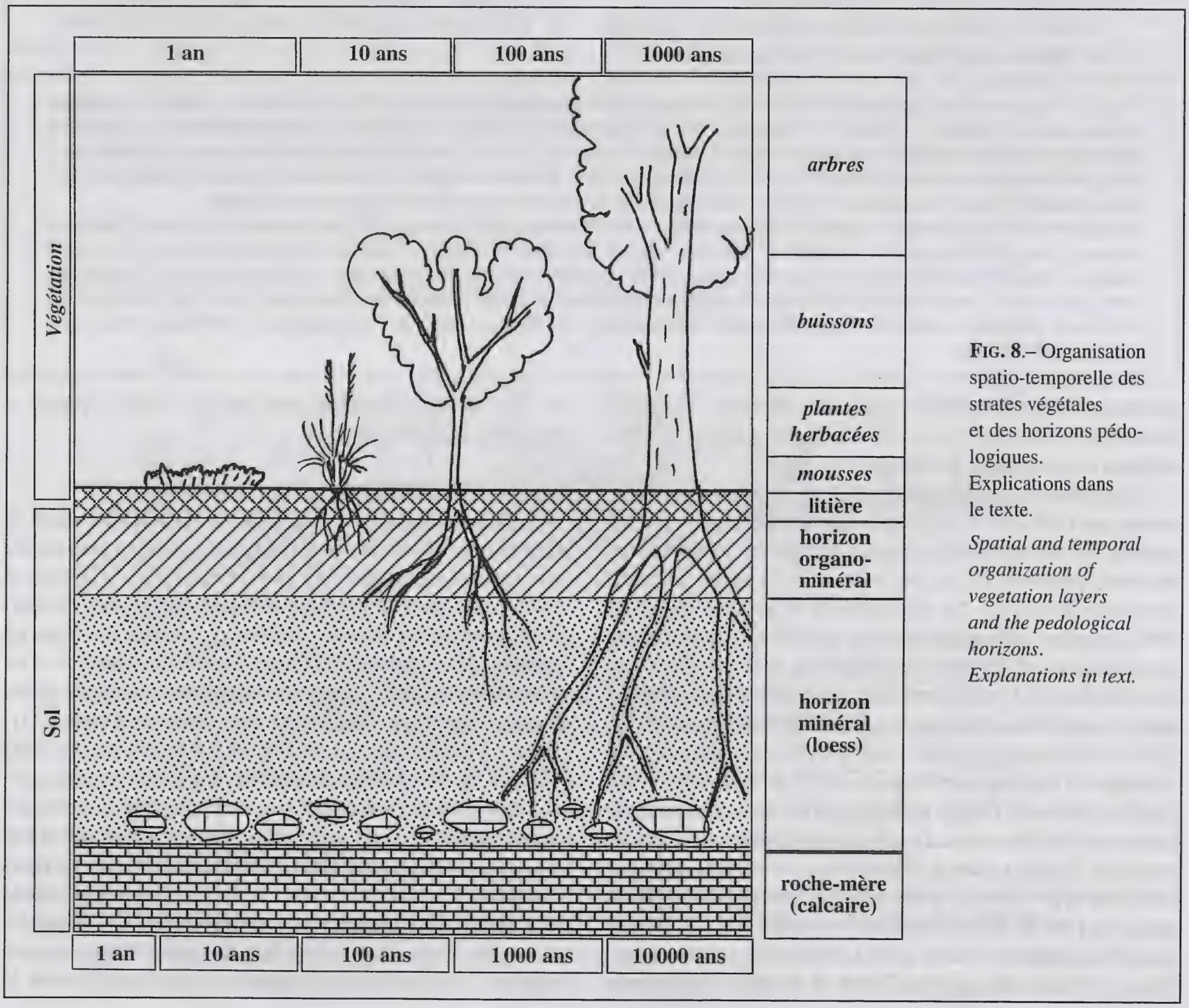


FIG. 8.– Organisation spatio-temporelle des strates végétales et des horizons pédologiques. Explications dans le texte.

Spatial and temporal organization of vegetation layers and the pedological horizons. Explanations in text.

Source : MNHN

l'horizon pédologique. En quelque sorte, l'organisation végétale est un miroir de l'organisation du sol de part et d'autre du niveau zéro, la litière, qui est à la fois sol et végétation (FIG. 8). Les pas de temps respectifs ("l'espérance de vie" dans la citation de LEPART & ESCARRE, 1983) sont eux aussi concordants, mais plus petits d'un facteur qui, par hypothèse, est estimé à 10 en faveur de la végétation.

Si la durée moyenne de changement dans la litière est de l'ordre de l'année, elle est de celui de la décennie dans la strate herbacée et dans l'horizon A^2. La strate arborescente se renouvelle après un ou quelques siècles, ce qui est aussi le temps moyen nécessaire à la formation des horizons minéraux sous-jacents, de type S ou B (DUCHAUFOUR, 1983). Enfin, les millénaires représentent une durée minimale pour une altération conséquente des roches. C'est à cette dernière échelle temporelle que l'on peut situer les successions primaires de phytocénoses à partir de substrats rocheux dépourvus de végétation.

CONCLUSION

Appréhender les aspects temporels et (ou) spatiaux dans l'organisation d'une communauté vivante, animale ou végétale, est une démarche primordiale dans l'étude d'un écosystème. L'observation conjointe des sols et des communautés végétales permet une approche fructueuse dans ce domaine. Ainsi, dans l'exemple de la phytocénose II, une étude minéralogique des sols démontre la dualité de leur origine (loess et calcaire) et leur répartition en une mosaïque de deux unités sans lien évolutif entre elles. Les groupements végétaux que supportent ces sols forment donc également une mosaïque dont les relations ne peuvent être que spatiales.

A l'inverse, la phytocénose III repose sur un substrat pédologique homogène et la mosaïque végétale tire son origine d'un jeu complexe de facteurs biotiques et anthropiques. Un changement des conditions écologiques dans le temps est envisageable et l'évolution d'un groupement végétal vers un autre est prévisible. On se trouve en présence d'un système où prennent place de réelles successions temporelles.

Une approche fine des relations verticales qui se déroulent dans un système permet d'objectiver la perception des niveaux d'organisation de la végétation et du sol. L'exemple de la phytocénose I est révélateur à ce sujet. Une vision dynamique des flux de calcium dans l'écosystème et des niveaux d'enracinement amène à la compréhension de la répartition verticale et horizontale des végétaux. Ceci justifie l'approche synusiale intégrée (GILLET *et al.*, 1991) qui considère chaque strate végétale (muscinale, herbacée, arbustive et arborescente) comme un assemblage de communautés élémentaires (synusies), qui partagent un même milieu écologique (espace vital, périodicité…). La description de la structure phytocénotique est établie par intégration à partir du niveau de base qu'est la synusie. Cette démarche intégrative, appuyée sur l'étude des facteurs écologiques, a pour but d'expliquer l'organisation et le fonctionnement d'une phytocénose.

La réflexion sur l'organisation spatiale verticale des groupements végétaux et des horizons pédologiques débouche tout naturellement sur la question de la durée d'évolution. On constate l'effet de miroir entre les durées d'évolution respectives du sol et de la végétation. Néanmoins, si la vitesse d'évolution apparaît comme symétrique, elle semble accélérée d'un facteur d'environ 10 en faveur de la végétation. Lorsque l'on cherche à décrire l'état d'une phytocénose, particulièrement à la suite d'un changement du milieu, il est indispensable de tenir compte de ce décalage temporel. Ceci a été démontré par GALLANDAT *et al.* (1993) dans les zones alluviales suisses, à la suite d'une correction du régime hydrique. Si la strate arborescente présente encore dans sa composition des caractères d'alluvialité, la strate herbacée et les horizons superficiels du sol révèlent un milieu beaucoup plus stable, où les variations du niveau de la nappe n'interviennent plus.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient très sincèrement le Dr Th. ADATTE, maître-assistant à l'Institut de géologie de l'Université de Neuchâtel, pour la mise à disposition du laboratoire d'analyses minéralogiques et pour les nombreuses et pertinentes remarques concernant l'interprétation des données géologiques. Ils remercient également le Dr C. GUENAT pour une relecture critique et constructive de cet article. Leur gratitude va aussi à M^{me} E. Boss, pour la relecture de la version abrégée anglaise.

BIBLIOGRAPHIE

ALLIER, C. & LACOSTE, A., 1981.– Processus dynamiques de reconstitution dans la série du *Quercus ilex* en Corse. *Vegetatio*, 46 : 83-91.

BAIZE, D. & GIRARD, M.-C., 1995.– *Référentiel pédologique.* INRA Éditions, Paris. 332 p.

BARTOLI, F. & BURTIN, G., 1979.– Etude de quatre séquences sol-végétation à l'étage alpin. *Doc. Cartogr. Ecol. Grenoble*, XXI : 79-93.

BECKER, M., 1971.– *Etude des relations sol-végétation, en conditions d'hydromorphie, dans une forêt de la plaine lorraine.* Thèse Univ. Nancy I. 225 p.

BÉGUIN, C., 1972.– Contribution à l'étude phytosociologique et écologique du Haut-Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse*, 54. 190 p.

BOURNERIAS, M., 1959.– Le peuplement végétal des espaces nus. *Mem. Bull. Soc. Bot. Fr.* 300 p.

BRAUN-BLANQUET, J. & JENNY, H., 1926.– Vegetationsentwicklung und Bodenbildung in der alpiner Stufe der Zentralalpen (Klimax-gebiet des Caricion curvulae). *Schweiz. Naturforsch. Gesell.* LXIII (2) : 198-349.

BRUCKERT, S. & GAIFFE, M., 1980.– Pédogenèse en pays calcaire glaciaire ou karstique. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, 4^e série, Biol. vég. : 19-68.

CROCKER, R.L. & DICKSON, B.A., 1957.– Soil development of the recessional moraines of the Herbert and Mendenhall glaciers, southeastern Alaska. *J. Ecol.*, 45 : 169-185.

Source : MNHN

CROCKER, R.L. & MAJOR, J., 1955.– Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. *J. Ecol.*, 43 : 427-448.

DUCHAUFOUR, P., 1983.– *Pédologie. 1. Pédogenèse et classification.* Paris, Masson. 2e éd. 510 p.

DUCKERT, O., 1987.– *Etude phytosociologique et écologique des pelouses pseudo-alpines du Chasseron.* Trav. licence Université de Neuchâtel. 41p.

GAIFFE, M., 1987.– *Processus pédogénétiques dans le karst jurassien. Analyse de la complexation organo-minérale en ambiance calcique.* Thèse doct. Etat Univ. Fr. Comté, Besançon. 160p.

GAIFFE, M. & SCHMITT, A., 1980.– Sols et végétation à l'étage montagnard dans les forêts du Jura central (Haute vallée du Doubs, de Mouthe à Pontarlier). *Science du Sol*, 4 : 265-297.

GALLAND, P., 1982.– *Étude de la végétation des pelouses alpines du Parc National Suisse.* Thèse sciences Univ. Neuchâtel. 177 p.

GALLANDAT, J.-D., GOBAT, J.-M. & ROULIER, C. 1993. - Cartographie des zones alluviales d'importance natinale. *Cahier de l'environnement, Nature et paysage.* 199 : 1-112.

GALLANDAT, J.-D., GILLET, F., HAVLICEK, E. & PERRENOUD, A., 1995.– *Typologie et systémique phyto-écologiques des pâturages boisés du Jura suisse*. Rapport final de mandat. Univ. Neuchâtel.

GILLET, F., 1986.– *Les phytocœnoses forestières du Jura nord-occidental. Essai de phytosociologie intégrée*. Thèse sciences Univ. Besançon. 604 p.

GILLET, F., 1988.– L'approche synusiale intégrée des phytocœnoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Phytosociologie et Foresterie, Nancy 1985. Coll. phytosociol.* 14 : 81-92.

GILLET, F., DE FOUCAULT, B. & JULVE, P., 1991.– La phytosociologie synusiale intégrée : objets et concepts. *Candollea*, 46 : 315-340.

GOBAT, J.-M., 1984.– *Ecologie des contacts entre tourbières acides et marais alcalins dans le Haut-Jura suisse.* Thèse Université de Neuchâtel. 255p.

GOBAT, J.-M., ARAGNO, M. & MATTHEY, W. - 1998. *Le Sol vivant. Bases de pédologie ; biologie des sols*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne. 521 pp.

GOBAT, J.-M., DUCKERT, O. & GALLANDAT, J.-D., 1989.– Relations entre microtopographie, sol et végétation dans les pelouses pseudoalpines du Jura. *Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat.*, 112 : 5-17.

GOBAT J.-M., GALLANDAT J.-D. & RICHARD J.-L., 1990.– Les relations sol - végétation dans la région du Touno (Val d'Anniviers) : Note préliminaire. *Bull. Murithienne*, 107 : 139-144.

GUENAT, C., 1987.– *Les sols forestiers non hydromorphes sur moraines du Jura vaudois. Pédogenèse et relations sol - végétation.* Thèse E.P.F.L. N° 693, Lausanne. 142 p. + annexes.

HALLER-ROHNER, K., 1990.– *Bilan phyto-écologique des pâturages et prairies de la région du Creux-du-Van.* Trav. licence Université de Neuchâtel. 81p.

HAVLICEK, E. & GOBAT, J.-M., 1996.– Les apports éoliens dans les sols du Jura. Etat des connaissances et nouvelles données en pâturages boisés. *Etude et Gestion des Sols,* 3 : 167-178.

JOUAFFRE, D., 1989.– Pédogenèse et rubéfaction post-würmienne en climat montagnard humide (Jura). Thèse doct. Univ. Franche-Comté, Besançon. 277p.

KUEBLER, B., 1987 - Cristallinité de l'illite, méthodes normalisées de préparations, méthodes normalisées de mesures. *Cahiers de l'Institut, Neuchâtel, Suisse. Série ADX.*

LANDOLT, E., 1977.– Ökologische Zeigerwete zur Schweizer Flora. *Veröff. geobot. Inst. Rübel* 64 : 1-208.

LEPART, J. & ESCARRE, J., 1983.– La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14 (3) : 133-178.

MARGALEFF, R., 1968.– *Perspectives in ecological theory.* Univ. Chicago Press. 111 p.

MICHALET, R., 1980.– *Etude de la végétation et des sols de la région de Mouthe aux étages montagnards moyen et supérieur dans le Jura central.* Mém. DEA, Univ. Nancy I. 44 p.

POCHON, M., 1978.– Origine et évolution des sols du Haut-Jura suisse. Phénomènes d'altération des roches calcaires sous climat tempéré humide. *Mém. Soc. Helv. Sci. Nat.* 190 p.

RICHARD, J.-L., 1961.– Les forêts acidophiles du Jura. *Mat. Levé géobot. Suisse*, Fasc. 38. 164 p.

ROBERTSON, G.P. & VITOUSEK, P.M., 1981.– Nitrification potentials in primary and secondary succession. *Ecology*, 62 : 376-386.

STREHLER, C., 1997 - *Création et évolution de sols artificiels à base de calcaires et de composts de déchets urbains.* Thèse Univ. Neuchâtel, Suisse. 135 p. + annexes. s

THÉVOZ, C., 1989.– *Dynamique du système sol-végétation du fond du Val Maggia (TI).* Trav. dipl. 3e cycle, EPFL - Pédologie, Lausanne.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The relations between plants and soils are one of the major and oldest question which has been addressed in ecology. But the relevance of relations between vegetation and soil organisation level is seldom considered. However, the roots of the plants composing each layer of the vegetation (bryophytic, herbaceous, shrubby and arborescent) explore various pedological horizons with different properties, which stresses the need of an adapted approach. If the vegetation organization levels are not specifically identified, it can lead to some confusion between spatial and temporal aspects of the system. The classical concept of convergent evolution of the vegetation (climax) and the soil (pedoclimax) in a given climatical context (Braun-Blanquet & Jenny, 1926) was invalidated by numerous more recent studies. Galland (1982) shows that the alpine lawn *Caricetum firmae*, considered as a pioneer vegetation, is in reality remarkably stable and in equilibrium with the soil.

Three recent studies have provided new clues to the previous questions. All three described phytocoenosis in the Jura mountain (Fig. 1) where soils have developed on loess deposit covering limestone bedrock. The relations between soil and vegetation are considered in the view of these particular conditions.

Phytocoenosis I. The tree and shrub synusiae in the oak-beech-forest reveal calciphilous conditions whereas the herb synusiae show an acidophilous environment. The soil exploration by the roots at different depths explains this apparent paradox. Roots of herbaceous species explore the surface horizons, formed by the loess deposit from crystalline origin. On the contrary, roots of the arborescent and shrubby species can reach the source of calcium in the depth (Fig. 2, 3). The above ground stratification of the vegetation can be explained by the inverse stratification of the roots in the soil.

Phytocoenosis II. The second example illustrates a mosaic of calciphilous and acidophilous pastures. Soil studies likewise show a mosaic of two different soil types in a system of small hollows and hummocks (Fig. 4, 5). The hummocks consist of superficial calcareous soil whereas the leached brown soils are located in the hollows and have developed on colluvial loess. No dynamic relation can be expected between these two soil types, and consequently between the two plant communities.

Phytocoenosis III. In the third example (Fig. 6, 7), the soil is formed by a homogenous thick loess deposit and a mosaic of numerous plant communities has developed, according to biotic factors (grazing, fertilization, tree shade...). If biotic conditions change, the plant communities may envolve into other communities. Dynamic processes become possible and temporal relations between plant communities can be expected.

Finally, the problem of the choice of an adequate temporal scale for the perception of vegetation and soil dynamics is assessed. Their joint evolution can be identified at the scale of the vegetation stratification and the pedological horizons. We can postulate that vegetation organization is the mirror of the soil organization, on either side of the level zero, represented by the litter, at the interface between soil and vegetation (Fig. 8). Thus a symetrical process can be recognized but with a time scale with an order of magnitude 10 for the vegetation evolution.

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (4) 1998 : 547-555

DYNAMIQUE DE LA BIODIVERSITÉ EN MILIEU SUBALPIN :

EXEMPLE DE DIVERSITÉ DES PROCESSUS ET GESTION DE L'ESPACE EN MOYENNE VALLÉE DE TARENTAISE (SAVOIE, FRANCE)*

Nicolas BERNIER[1] & Jean ANDRÉ[2]

[1] Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit-Château 91800 Brunoy France (e-mail : Jean-Francois.Ponge@wanadoo.fr),
[2] Université de Savoie, Laboratoire de Dynamique des Écosystèmes d'altitude,
CISM 73 376 Le Bourget-du-Lac Cedex France (e-mail : jean.andre@univ-savoie.fr)

SUMMARY
(original scientific paper)

BIODIVERSITY DYNAMICS AT THE SUBALPINE LEVEL: case study of processes diversity and land management at mid-Tarentaise valley (Savoy, France)
The landscape of well-drained subalpine slopes is an eco-complex built of three basic ecosystems: coniferous forest, ericaceous heathland and grassland. The issue of the antagonism between heath and forest, the landscape patches, is determined not only by altitude but also by man-forest relationships (conservation, management, homogenisation, selection and harvesting). In contrast, grassland is mainly a result of pastoral activity. The evolution of this eco-complex involves vegetation, symbiotic partners, humus forms and related fauna. The stability of each piece of the puzzle is determined by regulation mechanisms within the humus profile. For example, secondary metabolites (polyphenols) produced by dominant plant species (spruce and bilberry) are leached into the soil were they contribute hindering antagonistic ecosystems. Landscape diversity is controlled not only by mechanisms ensuring its stability but also by the dispersion ability of organisms and ecosystems and biotic or abiotic disturbance. Thus subalpine environment is a mosaic of intricate units belonging either to forest, heath, or grassland. The dynamics of elementary ecosystems are at the origin of another kind of landscape mosaic termed the development mosaic. It is not possible to distinguish processes taking place at the eco-complexe scale level from the dynamics of a given ecosystem. Thus, landscape gives evidence of spatio-temporal interference between intra- and inter- ecosystem dynamics. The present three studied landscape ecosystems are neither similar in their functioning nor permutable. For example, spreading capability and resistance against invasion are fundamental properties of heathlands, which do not fully explain the effects of disturbance such as fire, storms and avalanches... As a result landscape richness and complexity of mountain are controlled mainly by ecotone effects. Landscape management should take into account those elements given needed to preserve biological and functional diversity at the subalpine level.

KEY WORDS: Humus biology - Vegetation dynamics - Mosaic - Subalpin level - Grassland - Landscape - Spruce forest - Ericaceous heathland - Forest regeneration.

RÉSUMÉ
(article original)

Le paysage subalpin des versants bien drainés est un éco-complexe constitué de trois écosystèmes fondamentaux : la forêt de conifères, la lande à éricacées et la pelouse. La résultante de l'antagonisme entre lande et forêt est un partage du territoire certes déterminé par l'altitude mais aussi par les relations qu'entretiennent l'homme et la forêt (protection, nettoyage, homogénéisation, sélection et exploitation). Par contre, la pelouse est essentiellement la résultante des activités pastorales humaines. L'évolution de cet éco-complexe met en jeu à la fois les espèces végétales, leurs symbiotes fongiques, la forme d'humus ainsi que la faune du sol qui la génère. La stabilité de chaque élément de ce puzzle est déterminée par des mécanismes de régulation dont la plupart siègent dans l'humus. Ainsi, des métabolites secondaires (polyphénols) produits par les espèces structurantes (épicéa et myrtille) sont lessivés dans le sol, contribuant à l'exclusion d'éléments extérieurs aux écosystèmes dont elles constituent la charpente. La diversité du paysage dépend non seulement des mécanismes stabilisateurs de chaque unité constitutive, de la propension des organismes à la dispersion, mais aussi d'événements déstabilisateurs (perturbation biotiques ou abiotiques). L'espace subalpin est donc une mosaïque constituée par l'imbrication d'unités forestières, de landes et de pelouses. Cependant, la dynamique associée à chaque écosystème génère une autre catégorie de mosaïque que l'on appellera mosaïque de développement. Il n'est pas possible de réaliser une distinction entre l'échelle d'organisation de l'écocomplexe et celle à laquelle s'exprime la dynamique de chaque écosystème. Ainsi, il se produit des interférences spatio-temporelles liant dynamique intra- et inter-écosystèmes. Il n'y a pas symétrie et équivalence des fonctions occupées par ces trois structures paysagères. Par exemple, la lande montre une importante faculté d'invasion et de résistance à l'invasion du fait de la faible emprise d'éléments perturbateurs tels que le feu, le vent et l'avalanche... La résultante est un paysage montagnard complexe et diversifié dans lequel les écotones jouent un rôle fondamental. La gestion écologique doit tenir compte de ces éléments en vue de maintenir la diversité biologique et fonctionnelle de l'étage subalpin.

MOTS CLÉS : Biologie des humus - Dynamique de la végétation - Mosaïque - Étage subalpin - Pelouse pâturée - Paysage - Pessière - Lande à éricacées - Régénération forestière.

* Manuscrit reçu le 29septembre 1998; version révisée acceptée pour publication le 8 janvier 1999.

Source : MNHN

INTRODUCTION

L'écologie du paysage a jusqu'à présent focalisé son attention sur les relations entre élément de mosaïque provenant de trois principaux facteurs de fragmentation : la géomorphologie, les éléments perturbateurs (dont les activités humaines) et enfin les processus de succession végétale. Cependant, WATT (1947), OLDEMAN (1990) et BERNIER (1997) mettent en évidence que l'écosystème forestier génère lui-même sa propre mosaïque. De plus, les notions de stabilité et d'équilibre propres au climax ont été sérieusement mises en cause (SPRUGEL, 1991). Ces nouvelles connaissances du fonctionnement des écosystèmes ébranlent une écologie du paysage fondée sur une hiérarchie entre écosystème et écocomplexe (BLANDIN & LAMOTTE, 1988).

L'objet de cet article est de comprendre l'écologie d'un paysage de montagne à la lumière des récentes acquisitions concernant le développement et la dynamique de chaque élément de la mosaïque. Les études réalisées dans la commune de Macot-La-Plagne (ANDRÉ, 1996, 1997 ; BERNIER, 1995, 1996, 1997 ; BERNIER & PONGE 1994) serviront à illustrer notre propos.[1]

LES FACTEURS D'HÉTÉROGÉNÉITÉ DE L'ÉTAGE SUBALPIN

L'hétérogénéité du paysage subalpin a de nombreuses causes mais la géomorphologie est l'un des plus importants facteurs. Elle structure le paysage montagnard par la variété des substrats, des reliefs et des régimes hydriques. Les perturbations (feu, avalanche, coup de vent, anthropique) sont une deuxième source importante d'hétérogénéité. Cependant ces deux facteurs sont insuffisants pour expliquer la forte diversité de l'étage subalpin (GENSAC, 1973 ; BERNIER, 1996). En effet, si on s'en tient à un type de substrat (substrat siliceux, fin, épais et drainant), le paysage est partagé entre trois types principaux d'écosystème : la forêt, la lande et la pelouse. L'épicéa (*Picea abies*), le mélèze (*Larix decidua*) et le pin cembro (*Pinus cembra*) sont les trois essences forestières de l'étage subalpin formant des pessières à myrtille (niveau inférieur) et des cembraies à mélèze et épicéa (niveau supérieur). Les éricacées (*Vaccinium mytillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis idae*, *Rhododendron ferrugineum)* constituent des landes subalpines intra ou extrasylvatiques. Les espaces pâturés forment des pelouses gagnées sur la lande ou la forêt. La forte imbrication de ces trois systèmes implique de nombreuses interrelations. De plus l'hétérogénéité du paysage résulte aussi des caractères dynamiques propres à chaque écosystème. De la dynamique de chacun des écosystèmes découle une mosaïque d'une autre nature que nous appellerons la mosaïque de développement.

LES SYSTÈMES

Les trois écosystèmes principaux (forêt, pelouse et lande) peuvent être caractérisés par leurs espèces structurantes, leurs humus et par un mode de nutrition original de leurs communautés végétales respectives. Le tableau I met en évidence un contraste fonctionnel important entre ces trois écosystèmes. Ce constat ne permet cependant pas d'expliquer la subtilité des interactions et la diversité des rapports spatiaux qu'entretiennent les différents composants du paysage. Ces rapports sont notamment conditionnés par leur sensibilité vis-à-vis de diverses perturbations

TABLEAU I.– Typologie des écosystèmes (modifié d'après STRULLU & GOURRET, 1980).

Typology of the ecosystem (modified after STRULLU & GOURRET, 1980).

SYSTEME	Forêt	Pelouse	Lande
Élément structurant	Arbre	Troupeau (pâturage)	Éricacée
Végétation dominante	Conifère	Herbacée	Éricacée
Type biologique dominant	Phanérophyte	Hémi-cryptophyte	Chamaephyte
Forme d'humus	de Mull à Moder	Mull	Mor
Vers anécique	*de ++ à -*	++	–
Mycorhize	Ectomycorhizes	Endomycorhizes- VA	Endomycorhizes Ericoïde
Champignon mycorhizien	Basidiomycètes	Endogonacées	Ascomycètes

[1]Le site étudié se situe en versant ubac de la vallée de Tarentaise (Savoie). Les paysages subalpins sont installés sur des colluvions siliceux provenant en majorité des quartzites du Trias et en moindre mesure de schistes et grès du houiller. Ce substrat est en général bien drainant (seulement quelques traces d'hydromorphie saisonnière liée à la fonte des neiges) mais il existe des zones de résurgence dans lesquelles se développe une végétation de type mégaphorbiaie. À 2000 m d'altitude, la température moyenne annuelle est de 1 à 2,5 °C. Le total annuel des précipitations à la même altitude est environ de 1 100 mm.

Source : MNHN

TABLEAU II.– Sensibilité des écosystèmes au perturbations
Disturbance sensitiveness and ecosystems

SYSTEME	Forêt	Pelouse	Lande
Intervention de l'homme	fréquente	très fréquente	rare
Type de perturbation	exploitation des arbres, vent, feu, avalanche, scarification, abroutissement	abroutissement, scarification	rare
Capacité de résistance aux perturbations	faible	forte	forte
Capacité de cicatrisation (résilience)	variable	forte	? (lente)
Sensibilité aux invasions	variable suivant la phase dynamique	forte	faible

(TAB. II). De la compréhension des interactions et des processus dynamiques liant ces trois écosystèmes dépend notre faculté de gérer les profondes modifications que l'homme impose au milieu alpin (déprise agricole et intensification de certains secteurs économiques).

OLDEMAN (1990) a décrit deux sources de variabilité de la structure forestière. Premièrement, le paysage forestier est constitué de différents ensembles se différenciant par leur parcours historique (combinaison originale de perturbations). L'étage subalpin est caractérisé par une grande diversité de sources de perturbation (tempêtes, feu, instabilité du versant, interventions humaines). L'écosystème forestier garde pendant longtemps la trace des différentes perturbations qu'il a subit. Deuxièmement, l'écosystème forestier est une mosaïque dont les éléments traduisent la dynamique de renouvellement du système (LEMÉE, 1989). BERNIER (1995) montre l'existence de liens très étroits entre régénération de

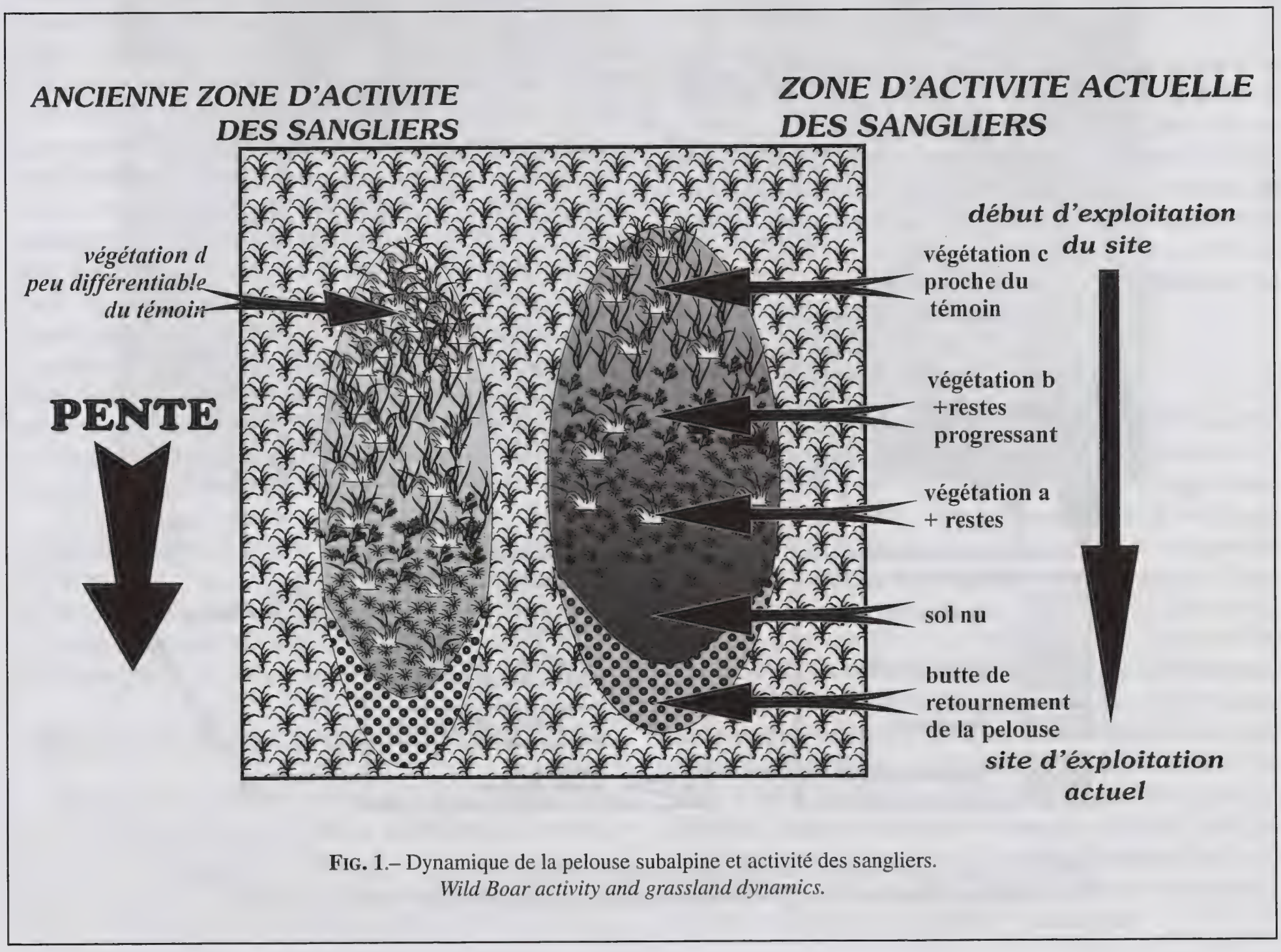


FIG. 1.– Dynamique de la pelouse subalpine et activité des sangliers.
Wild Boar activity and grassland dynamics.

Source : MNHN

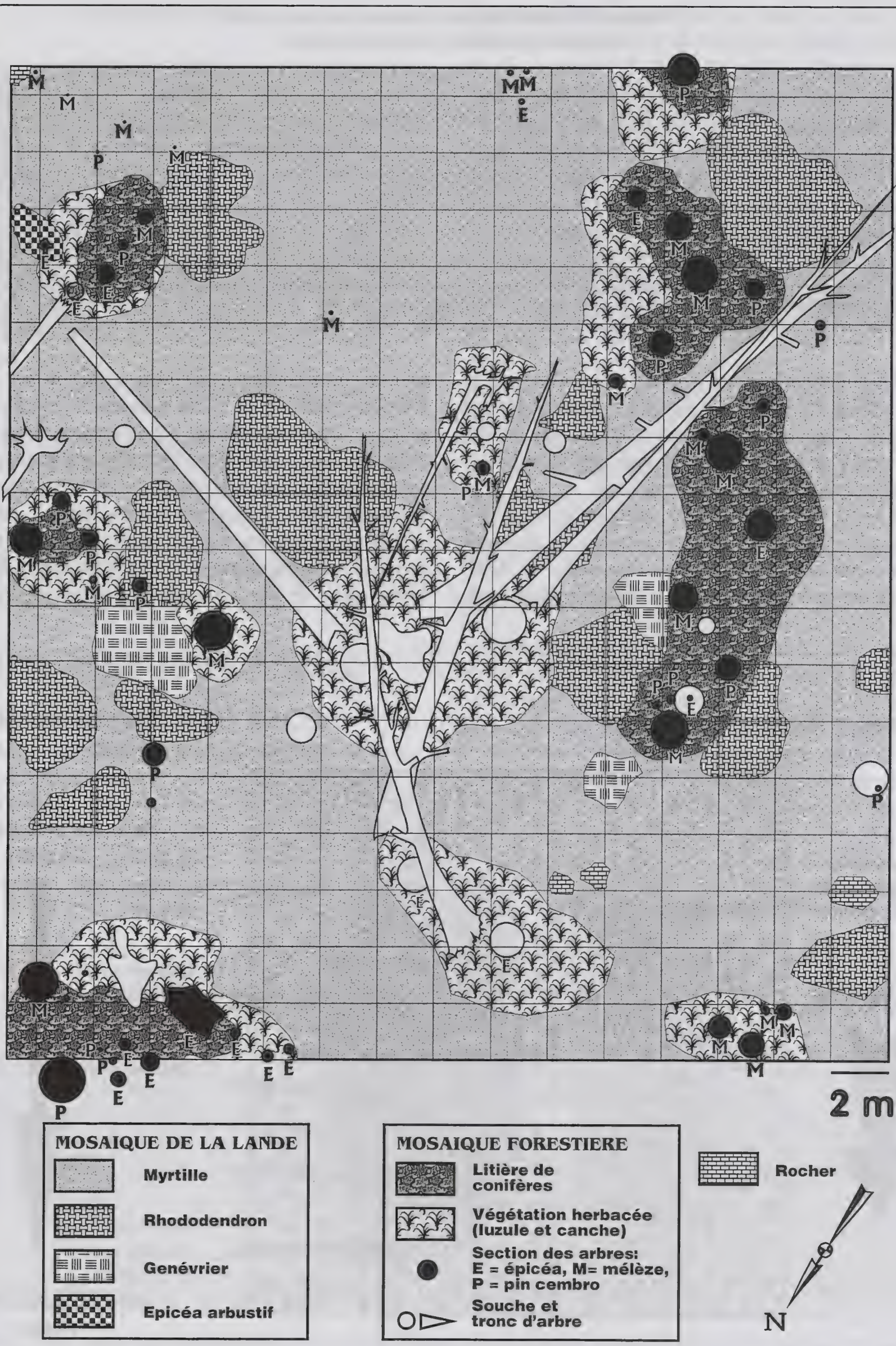


FIG. 2.– La mosaïque végétale à la limite supraforestière. (Macot-La-Plagne, Savoie, 2 150 m d'altitude)
Vegetation dynamics at the upper forest limit (Macot-La-Plagne, Savoie, elevation of 2 150 m)

Source : MNHN

l'épicéa (phase cruciale du cycle sylvogénétique) et la dynamique des humus. La modification de la forme d'humus est sous le contrôle conjoint de la végétation et des organismes du sol (en particulier les vers de terre). La principale conclusion est que l'humus n'offre des conditions optimales pour le développement des semis d'épicéa que pendant un laps de temps assez court et sur des surfaces limitées. PONGE *et al.* (1994) met en évidence que la régénération forestière dépend de plusieurs facteurs qui se renforcent mutuellement : forte lumière et température, humus de forme mull, couverture herbacée, bois pourris, myccorhize… Toutes ces conditions sont en général réunies dans de petites clairières formées à la faveur de chablis ou de volis. La restauration d'un humus de forme mull dépend de l'activité fouisseuse des vers de terre. Cette activité est renforcée par le labourage effectué dans ces surfaces herbacées par les sangliers à la recherche de vers de terre et de géophytes. La structure en mosaïque de la forêt est notamment conditionnée par la dépendance entre semis d'épicéa et humus de forme mull ou troncs pourris.

La pelouse subalpine est un agro-écosystème, fortement déterminé par l'homme. L'activité agro-pastorale est particulièrement variable à l'étage subalpin du fait de son morcellement et de la grande variabilité de ses régimes. Cette configuration est en partie conditionnée par la variabilité des conditions géomorphologiques. À ces causes structurales se rajoutent des facteurs circonstanciels (restructuration récente des activités pastorales). Ainsi coexistent zones d'agriculture ou d'élevage traditionnelles, zones surexploitées et zones en déprise. Le paysage agro-pastoral de montagne est donc très dynamique. L'écosystème pelouse a cependant d'autres causes de maintien que l'activité agro-pastorale. Par exemple, l'étage subalpin est depuis peu l'habitat d'une population de sangliers dont l'activité se concentre principalement dans les faciès herbacés intra- ou extra-sylvatiques où ils trouvent bulbes de géophytes et vers de terre. La figure 1 met en évidence que l'activité des sangliers est un facteur important de rajeunissement du système herbacé.

L'écosystème lande est actuellement très présent dans l'étage subalpin soit comme paysage non boisé soit sous la forme de lande boisée. Cet écosystème est caractérisé par une très forte stabilité due à la faible emprise des perturbations extérieures et par l'élaboration d'un humus de type humimor (BERNIER & PONGE, 1994).

MOSAIQUE DE PHASES ET ÉCO-COMPLEXE

Le plan d'une station proche de la limite supra-forestière (2 200 m d'altitude) met en évidence qu'il n'existe pas de hiérarchie spatiale entre les mosaïques résultant de la dynamique de chaque écosystème (lande et forêt) et celle résultant de l'interaction entre ces deux écosystèmes (FIG. 2). Cette absence de hiérarchie spatiale ne produit cependant pas une hybridation des unités forestières avec celles de la lande.

Les deux écosystèmes lande et forêt sont structurés respectivement par les éricacées et les conifères. Cependant, la présence d'une espèce structurante ne veut pas dire qu'elle exprime toutes ses capacités et qu'elle puisse fonder l'écosystème qui lui correspond. La figure 3 illustre la profonde influence sur la dynamique d'un écosystème de sa confrontation avec un écosystème alternatif. Il y a déplacement des aires optimales de développement de chaque écosystème et complexification du paysage. Les espèces structurantes de chaque écosystème (éricacées et conifères) peuvent être présentes en dehors de leur propre mosaïque mais dans ce cas sous des formes biologiques différentes. Par exemple, l'épicéa est présent dans la lande sous forme d'individus isolés. Il adopte alors le faciès des végétaux de la lande : il devient arbustif et il marcotte (ARQUILLERE, 1986).

ÉVOLUTION POTENTIELLE DU PAYSAGE : VERS L'HOMOGÉNÉISATION ?

ÉVOLUTION DE LA PELOUSE

L'abandon du pâturage subalpin laisse la plupart du temps la place aux landes à partir de plantes déjà en place mais jusqu'alors fortement abrouties et réprimées par un apport azoté excessif (TAMM, 1991 ; TURNAU *et al.*, 1992). Cette évolution est cependant contrariée par l'arrivée du sanglier en haute altitude. Il permet un rajeunissement de la pelouse par tache (FIG. 1). La progression de la forêt au dépend de la pelouse est d'autant moins probable que l'on se place à des altitudes élevées.

ÉVOLUTION DE LA LANDE

La lande subalpine est relativement stable (PORNON, 1994 ; PORNON & DOCHE, 1994). S'il est possible d'y trouver des enclaves d'espèces résineuses naines (aussi nommées krummholz), une colonisation de la lande par la forêt doit faire face à un milieu hostile à la régénération (ANDRÉ, 1994). Le profil d'humus de forme Humimor interdit tout contact entre les racines de la plantule d'arbre et un substrat minéral (BERNIER & PONGE, 1994) et l'environnement des semis est fortement chargé en polyphénoles (GALLET, 1994) ne leur laissant que très peu de chance de survie. La colonisation forestière se fait soit de proche en proche à la faveur d'un tronc d'arbre tombé au sol (le bois pourri étant particulièrement propice à la régénération de l'épicéa), soit par la colonisation d'essences résineuses pionnières telles le mélèze, mais cette recolonisation ne peut se réaliser qu'à la faveur de périodes climatiques clémentes.

Source : MNHN

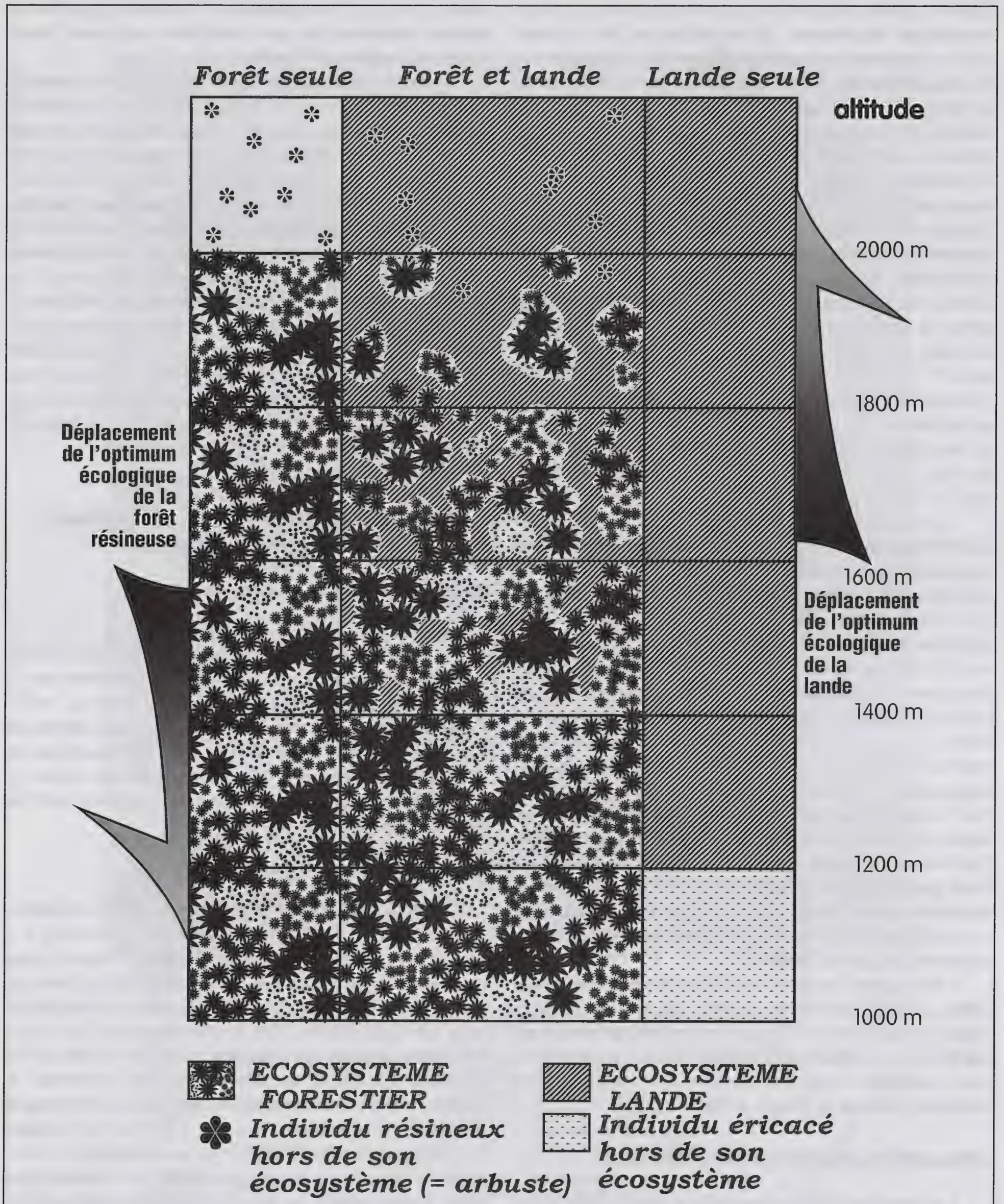


FIG. 3.– Le paysage de montagne et la limite supraforestière : résultante des interactions entre forêt et lande.

Mountain landscape and the upper forest limit: result of forest-heathland relationships.

Source : MNHN

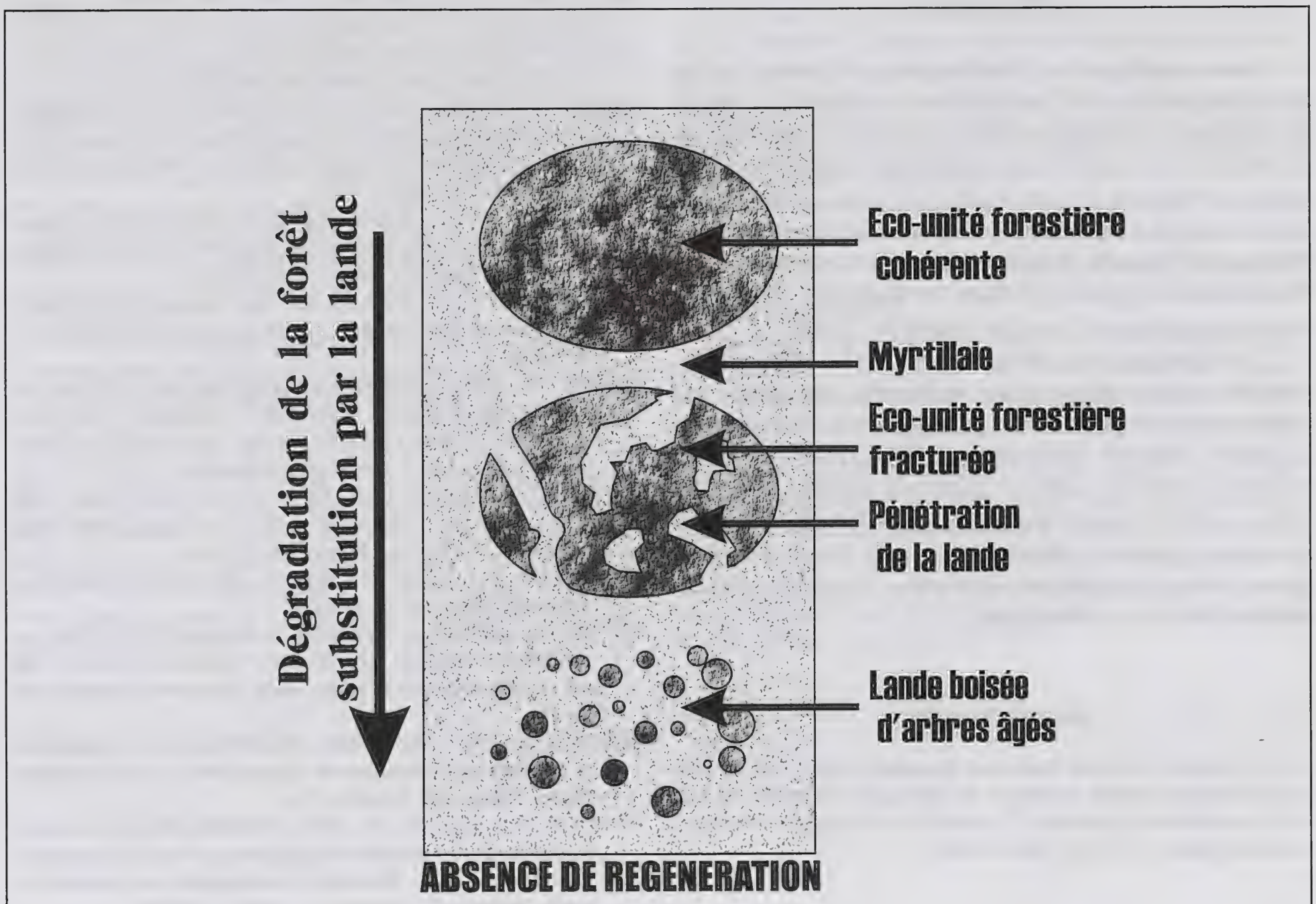


FIG. 4.– De la structure forestière en eco-unité à la lande boisée : les conséquences de l'exploitation forestière sur la stabilité forestière.

From forest eco-unit organisation to forested heathland: consequences of forest exploitation on forest stability.

ÉVOLUTION DE LA FORÊT

La forêt résineuse actuelle de Savoie est issue d'une gestion intensive (periode sarde) puis plus conservatrice. La dynamique passée et actuelle, sous la pression de l'homme, tend à favoriser la lande intrasylvatique au détriment des collectifs forestiers (PONGE *et al.*, 1994 ; BERNIER, 1995). Dans cette lande forestière, le retour des semis est difficile, pour les raisons biologiques évoquées ci-dessus. La simplification de la structure forestière (futaie équienne) s'accompagne d'un vieillissement de son peuplement et probablement d'un appauvrissement du cortège fongique symbiote (DIGHTON & MASON, 1985). La gestion forestière se voulant diffuse mais intensive se fait en méconnaissance de la structure en mosaïque de la forêt. Le dépressage (qui a pour but la substitution de la sélection naturelle des individus par une sélection artificielle) et la récolte des arbres aboutissent à une destructuration de la mosaïque forestière (FIG. 4) et donc à la sélection involontaire de l'écosystème lande au détriment de la forêt (BERNIER, 1995). De plus, la gestion forestière occulte une phase très importante de la dynamique forestière : la phase d'écroulement (DI CASTRI & YOUNES, 1990 ; DOYLE, 1981 ; MASER & TRAPPE, 1984). Même si certains arbres arrivent malgré l'exploitation forestière à leur mort naturelle, ils sont rapidement enlevés. Ainsi, l'écosystème forestier se trouve amputé d'une part importante de sa phase hétérotrophe (ANDRÉ, 1997), avec comme conséquence non seulement une chute de la régénération forestière mais aussi un appauvrissement en organismes dépendant du bois en décomposition (oiseau, insectes, champignons). Ce tableau critique de la gestion forestière accompagne la découverte d'autres fonctions socio-économiques de la forêt résineuse : protection des versants, loisir, productions non ligneuses tels que champignon, myrtille…

Source : MNHN

CONCLUSION

Les scientifiques se sont longtemps focalisés sur la diversité spécifique des écosystèmes. L'exemple de l'étude d'un paysage de montagne met en évidence la nécessité de se pencher sur la diversité des processus. Ainsi, le lombric, par exemple, n'est pas une espèce rare, mais son incidence sur la dynamique des forêts subalpines est très importante. Son activité modifie le substrat sous les vieux épicéas en l'enrichissant superficiellement en minéraux, préparant ainsi la régénération forestière (BERNIER, 1995).

Si le passage de la protection des espèces à la protection des milieux demande une réelle prise en compte des contraintes écologiques d'un paysage, il est nécessaire de protéger l'ensemble des processus liés aux espèces structurantes même si celles-ci semblent banales en elles-mêmes. Enfin une gestion future de l'étage subalpin devrait se garder de dissocier les trois écosystèmes en place car une cohabitation en mosaïque est plus riche de potentialité qu'une substitution.

REMERCIEMENT

Les auteurs expriment toute leur reconnaissance à J.-F. PONGE pour la lecture attentive et critique du manuscrit. Cet article est inspiré d'une communication au VI[e] journées de l'Écologie du Paysage, Aussois (Savoie) – 9-10-11 octobre 1996.

BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ, J., 1996.– Régénération de la pessière à myrtille : allélopathie, humus et mycorhizes. *Acta Botanica Gallica,* 141 : 551-558.

ANDRÉ, J., 1997.– Diversité & gestion écologique : place de la phase hétérotrophe du cycle sylvigénétique. *Ecologie* 28 sous presse.

ARQUILLERE, S., 1986.– *Morphologie, croissance, reproduction végétative de l'épicéa (P. abies (L.) Karst.) dans une zone de combat subalpine (Massif du Taillefer).* Thèse Université des sciences et techniques de Grenoble. 271 p.

BERNIER, N., 1995.– *Fonctionnement biologique des humus et dynamique des forêts d'altitude.* Thèse de Doctorat, Université de Savoie, 208p.

BERNIER, N., 1996.– Altitudinal changes in humus form dynamics in a spruce forest at the montane level. *Plant and Soil,* 178 : 1-28.

BERNIER, N., 1997.– Fonctionnement biologique des humus et dynamique des pessières alpines. Le cas de la forêt de Macot-La-Plagne (Savoie). *Écologie,* 28 : 23-44.

BERNIER, N. & PONGE, J.F., 1994.– Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry,* 26 : 183-220.

BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1988.– Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bulletin d'Écologie,* 19 : 547-555.

DI CASTRI, F. & YOUNES, T., 1990.– Fonction de la diversité biologique au sein de l'écosystème. *Acta Ecologia,* 11 : 429-444.

DIGHTON, J & MASON, P A., 1985.– *Mycorrhisal dynamics during forest tree development.* In : MOOR D., CASSELTON LA, WOOD DA & FRANKLAND JC eds., Developmental biology of higher fungi. Cambridge University Press : 117-139.

DOYLE, T. W., 1981.– *The role of disturbance in the gap dynamics of a montane rain forest : an application of a tropical forest sucession model. In* : Forest succession. West and al. Eds. Springer Verlag, Berlin : 57-73.

GALLET, C., 1994.– Allelopathic potentia in bilberry-spruce forests : Influence of phenolic compounds on spruce seedlings. *Journal of Chemical Ecology,* 20 : 1009-1023.

GENSAC, P., 1973.– Particularité de l'étage subalpin dans le massif de la Vanoise. *Bulletin de la Société botanique de France,* 120 : 397-406.

LEMEE, G., 1989.– Structure et dynamique de la hêtraie des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau : un cas de complexe climacique de forêt feuillue monospécifique tempérée. *Acta Oecologica. Oecologica Generalis,* 10 : 155-174.

MASER, C. & TRAPPE, J. M., 1984.– *The seen and unseen world of the fallen tree.* USDA For. Serv., Gen. Tech. Report PNW 6164. Pac. NW For. and Range Exp. St. 42 p.

OLDEMAN, R.A.A., 1990.– *Forests : Elements of Silvology.* Springer Verlag, Berlin : 624 P.

PONGE, J.F., ANDRÉ, J., BERNIER, N. & GALLET, C., 1994.– La régénération naturelle : connaissances actuelles. Le cas de l'épicéa en forêt de Macot (Savoie). *Revue Forestière Française,* 46 : 25-45.

PORNON, A., 1994.– *Dynamique et fonctionnement des populations de* Rhododendron ferrugineum *(égage subalpin, Alpes du nord).* Thèse, Université J. Fourier. 152 p.

PORNON, A. & DOCHE, B., 1994.– *Dynamics and functioning of* Rhododendron ferrugineum *subalpin geathlands (Northern Alps, France). In* : Mountain environments in changing climates. Beniston Ed., Routledge London : 244-458.

SPRUGEL, D.G., 1991.– Disturbance, equilibrium, and environmental variability : What is "natural" vegetation in a changing environment ? *Biological Conservation,* 59 : 1-18.

STRULLU, D.G. & GOURRET, J.-P., 1980.– Les mycorhizes des ericacées et des espèces des landes. *Bulletin d'Écologie,* 11 : 243-249.

WATT, A.S., 1947.– Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology,* 35 : 1-22.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Landscape management of well-drained subalpine slopes of Macot-La-Plagne commune (Savoy) is determined in a case study depicting the development mosaic. This landscape is an eco-complex built of three basic ecosystems: coniferous forest, ericaceous heathland, and grassland. Contrast in the functioning of those basic ecosystems is described. Ecosystem dynamics are at the origin of another kind of landscape mosaic termed development mosaic. Geomorphology, disturbance and plant succession are fundamental in explaining landscape mosaic. Nevertheless, the fact that a given ecosystem is able to create its own mosaic has been long misunderstood. As a result, hierarchy between intra- and inter-ecosystem must to be reviewed.

Forest heterogeneity is derived from i) the development mosaic ii) history, and iii) geomorphology. In the spruce forest, there is a strong relation between tree regeneration and the occurrence of mull humus form. Humus dynamics are controlled both by vegetation and by biological activity of soils. Spruce regeneration takes place in restricted space and time compared with the whole forest dynamics.

Source : MNHN

Regeneration sites are mainly tree fall gaps where burrowing earthworm and herbaceous plant are numerous. As a result of soil biological activity, decomposition processes are enhanced, the humus form turns to mull and soil fertility is restored. Theses conditions are favourable to tree seedlings establishment. In contrast, growth of spruce thickets lead to an impoverishment of soil nutrient, a lessening of soil fauna activities, an accumulation of undecomposed litter, and an absence of organo-mineral integration.

Subalpine grassland is controlled mainly by farming and grazing. Slope, geomorphology and the conflictual issue of traditional versus industrial agricultural practices lead to a complexe and altered grasslands patchwork.

Heathland is currently dominant in the subalpine level. Ericaceous shrubs are abundant both in open field and in the understory of scattered old spruce forest (forested heathland).

Landscape diversity is controlled not only by mechanisms ensuring its stability but also by dispersion ability of organisms and ecosystems and also biotic or abiotic by disturbance. Thus subalpine environment is a mosaic of intricated units belonging either to forest, heath, or grassland. The examination of a plot at the upper forest limit (subalpine zone) leads to the conclusion that it is not possible to distinguish processes taking place at the eco-complexe scale from the devlopment mosaic of a given ecosystem. Consequently, the landscape gives evidence of spatio-temporal interference between intra- and inter- ecosystem dynamics. The present three studied landscape ecosystems are neither similar in their functioning nor permutable. For example, spreading capability and resistance against invasion are fundamental properties of heathlands, which do not fully explain the effect of disturbance such as fire, storms and avalanches. As a result landscape richness and complexity of mountain are controlled mainly by ecotone effects.

Abandoned grassland drive the ecosystem to replace grassland with either heathland or forest. In subalpin level, heathland is more likely to replace abandoned grassland given that ericaceous species could maintain themselves for a long time between herbaceous tufts as grazed midget-shrubs.

The issue of the antagonism between heath and forest and landscape patches is determined not only by altitude but also by man-forest relationships (conservation, management, homogenisation, selection and harvesting). Evolution of this eco-complex implies vegetation, symbiotic partners, humus forms and related fauna. The stability of each piece of the puzzle is partly determined by regulation mechanisms within the humus profile. For example, secondary metabolites (polyphenols) produced by dominant plant species (spruce and bilberry) are leached in the soil were they contribute to hindering antagonistic ecosystems. Landscape management should take into account those needed to preserve biological and functional diversity at the subalpine level.

Source : MNHN

Source : MNHN

Écologie, t. 29 (4) 1998 : 557-564

LE CONCEPT DE "ZONE DE VIE" DE HOLDRIDGE : UN POINT DE VUE TROPICAL EN ÉCOLOGIE *

Jean-François BEAUVAIS[1] & Patrick MATAGNE[2]

[1] *71 Grande Rue, F-16110 La Rochefoucault.*
[2] *43 rue Auguste Comte, F-37000 Tours.*

SUMMARY
(review paper)

THE HOLDRIDGE'S CONCEPT OF "LIFE ZONE": A TROPICAL POINT OF VIEW IN ECOLOGY.
The concept of "life zone" has been elaborated by an american ecologist, L. R. HOLDRIDGE, in order to classify the great plant formations of the world on physionomical basis. The HOLDRIDGE's "system" is applied by his school in numerous tropical countries.
It takes place within the framework of the physionomical tradition of the geographical botany which was born in the begining of the XIXth century in Europe, developed in the USA in the begining of the XXth century. It also integrates the concepts of the American dynamic ecology.
HOLDRIDGE's school tries to promote a change in the point of view, a kind of copernician revolution, in reference to the great ecological schools created in the Northern countries, deeply marked by a "genius loci" which would cause prejudice to the generalization of their methods.

KEY WORDS: Ecology - Europe - USA - Life zone - Holdridge - Association - Tropic.

RÉSUMÉ
(travail de synthèse)

Le concept de "zone de vie" a été élaboré par un écologue américain, L. R. HOLDRIDGE, dans le but de classer les grandes formations végétales du monde sur des bases physionomiques. Le "système" d'HOLDRIDGE est appliqué par son école dans de nombreux pays tropicaux.
Il s'inscrit dans le cadre de la tradition physionomique de la géographie botanique née au début du XIX^{e} siècle en Europe, développée au USA au début du XX^{e} siècle. Il intègre également les concepts de l'écologie dynamique américaine.
L'école d'HOLDRIDGE cherche à promouvoir un changement de point de vue, une sorte de révolution conceptuelle, par rapport aux grandes écoles de l'écologie créées dans les pays du Nord, profondément marquées par un "genius loci" qui nuirait à la généralisation de leurs méthodes.

MOTS CLÉS : Écologie - Europe - USA - Zone de vie - Holdridge - Associations - Tropique.

INTRODUCTION

Le concept de "zone de vie" a été élaboré entre 1947 et 1967 par un botaniste et écologue américain, Leslie R. HOLDRIDGE , à partir de l'étude des grandes formations végétales tropicales.

Il répond à la nécessité de trouver un système qui permette de faire des comparaisons entre différentes unités de végétation géographiquement éloignées, facilite l'étude des écosystèmes perturbés par l'homme, fournisse des indications utiles à une exploitation durable des terres et à la réalisation de projets ayant un fort impact sur l'environ-

* Manuscrit reçu le 6 mars 1998; version révisée acceptée pour publication le 17 décembre 1998.

Source : MNHN

nement. Il fait école sous les tropiques et élabore une méthodologie que son inventeur souhaite voir appliquer à toutes les latitudes.

Sur le plan épistémologique, il représente un exemple d'intégration de concepts fondateurs de l'écologie européenne et américaine, ainsi qu'une tentative originale de développer un nouveau point de vue, celui d'une école d'écologie tropicale.

HOLDRIDGE ET SON ÉCOLE

Aux USA, la pensée écologique est dominée à partir des années 1920 par la théorie du "climax" dynamique de Frederic Edward CLEMENTS (1916). Dans les années 1930-1940, HOLDRIDGE a été formé à cette écologie des successions végétales puis biotiques de l'école de Chicago (FORBES, Mc MILLAN, DAVENPORT, COWLES, CLEMENTS, ADAMS, SHELFORD).

Il est né en 1907 aux USA dans le Connecticut. Diplômé en dasonomie (1931, étude de la gestion forestière et de l'écologie de montagne) et en botanique (1932) de l'université du Maine, il obtient son doctorat en botanique en 1947 à l'université du Michigan. Entre temps, il a notamment été chef de la division de recherche en gestion forestière à la Station expérimentale tropicale Rio Piedras de Puerto Rico de 1939 à 1941. Arrivé au Costa Rica en 1949, il est enseignant chercheur à l'Institut Interaméricain de Sciences Agricoles de Turrialba jusqu'en 1961 (IICA : Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, devenu CATIE : Centro Agronómico Tropical de Investigación y enseñanza). Parallèlement, il est chef du service des ressources naturelles renouvelables, consultant privé en écologie et dasonomie à San José au Costa Rica de 1960 à 1963 et de 1966 à 1969, consultant des Nations unies dans des projets de développement forestier en 1966.

Depuis 1939 il a publié de nombreux travaux de botanique, d'écologie, d'agriculture, de dasonomie, a travaillé, donné des cours et vécu dans de nombreux pays d'Amérique Latine : Équateur, Costa Rica, Haïti, Guatémala, Colombie, Paraguay, Salvador, Méxique, Honduras, Nicaragua, Panama, Vénézuela, Pérou, Argentine, République Dominicaine. C'est en 1947 que *Science* publie un cours article dans lequel Holdridge propose d'élaborer une classification des formations végétales du monde, pour répondre à un besoin précis. En effet, il se heurte à des difficultés d'application aux régions tropicales des systèmes existants. Les travaux qu'il conduit jusqu'au début des années 1960 restent peu connus des Américains du Nord, notamment parce qu'ils sont publiés en espagnol. En 1966 il rédige "The life zone system" pour la revue *Adansonia* puis *Life zone ecology* l'année suivante, publié par le Centre scientifique tropical de San José (CCT), qui présente l'ensemble de son système. L'école d'Holdridge s'est structurée autour du CCT qui, créé en 1962, est la plus ancienne association conservationniste du Costa Rica et la plus renommée sur le plan national et international.

Un ouvrage important paru en 1971, *Forest environment in tropical life zone*, propose des méthodes d'étude de terrain conduites au Costa Rica et en Thaïlande entre 1964 et 1966 par une équipe dirigée par HOLDRIDGE , avec X. C. GRENKE, W. H. HATHEWAY, T. LIANG, J. A. TOSI Jr. Ils ont bénéficié de nombreuses données et de moyens militaires. Ces moyens, il faut le rappeler, étaient aussi au service de la lutte contre la guérilla en Amérique latine (Cuba, Salvador, Bolivie, etc.) et de la guerre du Vietnam. Ces études (46 sites forestiers du Costa Rica et sept aires en Thaïlande) conduisent leurs auteurs à accréditer l'idée que le système d'Holdridge est prédictif. Jusqu'à présent, les "zones de vie" ont été déterminées et cartographiées par HOLDRIDGE et ses élèves dans la plupart des pays d'Amérique latine, dans une partie de l'Afrique, de l'Asie et de l'Amérique du Nord (Bolivie, Brésil, Colombie, Costa Rica, Panama, République Dominicaine, Paraguay, Équateur, Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua, Haïti, Puerto Rico, Pérou, Vénézuela, Est des USA, Afrique du Nord, Mozambique, Nigéria, Cameroun, Thaïlande, Timor, Australie).

HOLDRIDGE vit actuellement dans les Caraïbes. Parmi ses élèves, certains appartiennent au CCT (Joseph TOSI, Rafael BOLAÑOS, Vicente WATSON, Humberto JIMÉNEZ SAA) et à CATIE (José ARZE). D'autres travaillent en Colombie (César PÉREZ, Sigifredo ESPINAL), au Honduras (Nelson AGUDELO CIFUENTES), aux USA (Gary HARSTORN).

ANATOMIE DU SYSTEME[1] DES "ZONES DE VIE" DE HOLDRIDGE

Le système des "zones de vie" permet de définir des formations végétales à partir des trois paramètres climatiques que sont la température, les précipitations et l'humidité. HOLDRIDGE estime, dans la plus pure tradition physionomique, que "les formations (...) offrent de grandes divisions qui couvrent le monde entier et facilitent la comparaison générale de la végétation et des conditions entre des points séparés, même par de grandes distances". À la lumière des concepts de l'écologie américaine, la formation est définie comme "un groupe d'associations végé-

[1] Cette expression est empruntée à Humberto Jiménez, Anatomía del sistema de ecología basada en zonas de vida de L. R. HOLDRIDGE, Centro Científico Tropical, San José, Costa Ríca, 1993, 21 p.

Source : MNHN

tales à l'intérieur d'une division naturelle de climat, lesquelles, prenant en compte les divisions édaphiques et les étapes de succession, ont une physionomie similaire dans n'importe quelle partie du monde"[2].

HOLDRIDGE intègre donc la conception dynamique de l'association, issue des travaux de l'écologie Nord-américaine (CLEMENTS, 1916), reprise par H. GAUSSEN et l'école toulousaine (GAUSSEN, 1933) ou par d'autres auteurs comme G. T. TREWARTHA (1954), R. A. A. OLDEMAN et G. HALLE (1970), J. L. GUILLAUMET (1996), par P. OZENDA, professeur à l'Université de Grenoble, qui a développé l'étude des séries dynamiques, en particulier dans les Alpes-Maritimes (1985). Plus généralement, il distingue pour la France vingt-deux séries conduisant à la forêt dense (OZENDA, 1964), les bioclimax forestiers l'emportant nettement en France sur les autres. OZENDA souligne également l'intérêt de l'approche physionomique. Premièrement, les résultats obtenus dans une région sont transposables à des régions géographiquement très éloignées. En effet, les séries dynamiques de végétation représentent des successions de stades physionomiquement analogues, bien que floristiquement distincts. Deuxièmement, "le classement physionomique est loin d'être dépourvu de bases biologiques, car la structure d'une formation dépend d'une part du matériel floristique propre au territoire considéré et, d'autre part, des conditions de milieu dont on peut précisément retrouver l'expression dans le type physionomique, pourvu qu'on sache faire la liaison"[3]. Enfin, comme les classements dynamiques, le système des "zones de vie" est fondé sur la notion de végétation potentielle.

Les "zones de vie" peuvent être définies comme des aires géographiques hétérogènes délimitées par les variations de trois paramètres. Le diagramme qui en découle est une représentation bidimensionnelle d'un modèle tridimensionnel (FIG. 1). Les deux paramètres considérés comme primordiaux sont la température et les précipitations, tandis que l'humidité est exprimée par le rapport de l'évapotranspiration potentielle sur les précipitations. L'évapotranspiration potentielle est la quantité d'eau théorique qui peut être rendue à l'atmosphère par la totalité de la couverture végétale ainsi que par le sol et sa communauté, sous un apport d'eau initial suffisant. Holdridge la considère comme une variable de la biotempérature et l'obtient en multipliant celle-ci par une constante égale à 58,93 : $ETP = 58{,}93 \times T^{bio}$. L'évapotranspiration potentielle est vue comme une fonction de la biotempérature et des précipitations, la biotempérature étant la moyenne annuelle des températures qui permettent la croissance et l'activité physiologique de la végétation (photosynthèse, respiration, etc). Ces températures sont comprises entre 0 °C et 30 °C. Le concept de biotempérature a subi des révisions, notamment en 1966 (HOLDRIDGE, 1966) et à l'occasion d'études plus récentes sur les impacts potentiels de changements climatiques sur la production forestière du Costa Rica (1982), qui prennent en compte les variations en latitude.

Les trois facteurs : biotempératures, précipitations et rapport de l'évapotranspiration potentielle, forment des axes gradués logarithmiquement, en mailles losangiques définissant des unités hexagonales appelées formations bioclimatiques, formations végétales ou encore "zones de vie". C'est seulement à une latitude de base tropicale que tous les étages, c'est-à-dire sept, peuvent être représentés. Si l'on s'éloigne de part et d'autre de l'équateur vers les pôles, le nombre de "zones de vie" diminue. Dans les zones de transition, représentées par six triangles, seuls deux des trois paramètres sont conservés, ce qui permet de prendre en compte les situations transitionnelles des "zones de vie", correspondant sur le terrain à une biodiversité particulièrement riche.

À l'intérieur d'une "zone de vie", les sous unités ou associations prennent en compte les variations atypiques (édaphiques, topographiques, hydriques et atmosphériques). Autrement dit, une "zone de vie" délimite un ensemble relativement hétérogène de végétation, soit un groupe d'associations. L'association étant caractérisée par sa physionomie (localement par quelques espèces dominantes), des études menées par des écologues et des forestiers ont permis de définir une procédure qui permet, sur le terrain, d'évaluer la physionomie de la végétation. Il s'agit d'établir des profils forestiers, des mesures de densité, de dimensions, de fréquences des espèces arborescentes, d'étudier la forme des houppiers d'arbres canopéens, etc.

Il apparaît clairement qu'HOLDRIDGE propose une version élaborée d'un modèle qui, basé à l'origine sur l'équivalence supposée des effets de l'altitude et de la latitude sur la végétation, s'inscrit dans la tradition physionomique de l'écologie initiée par Alexander von HUMBOLDT au début du XIX^{e} siècle. Évidemment, les données récentes utilisées par le système, en constante évolution depuis sa création, permettent à Holdridge de poser les limites d'une telle analogie.

D'ailleurs, la lecture du diagramme en tridimensionnel fait apparaître clairement le fait que, en changeant de latitude, on ne retrouve pas les mêmes "zones de vie", mais des "zones de vie" apparentées. A. AUBRÉVILLE, directeur du laboratoire de phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, consultant du programme forestier de CATIE en 1965, n'avait pas perçu ce point

---

[2] HOLDRIDGE , L. R., 1953.– Curso de ecología vegetal, San José, Costa Rica : 36 et 9.

[3] OZENDA, P., 1994.– Végétation du continent européen, Delachaux et Niestlé, Lausanne : 271 (12).

Source : MNHN

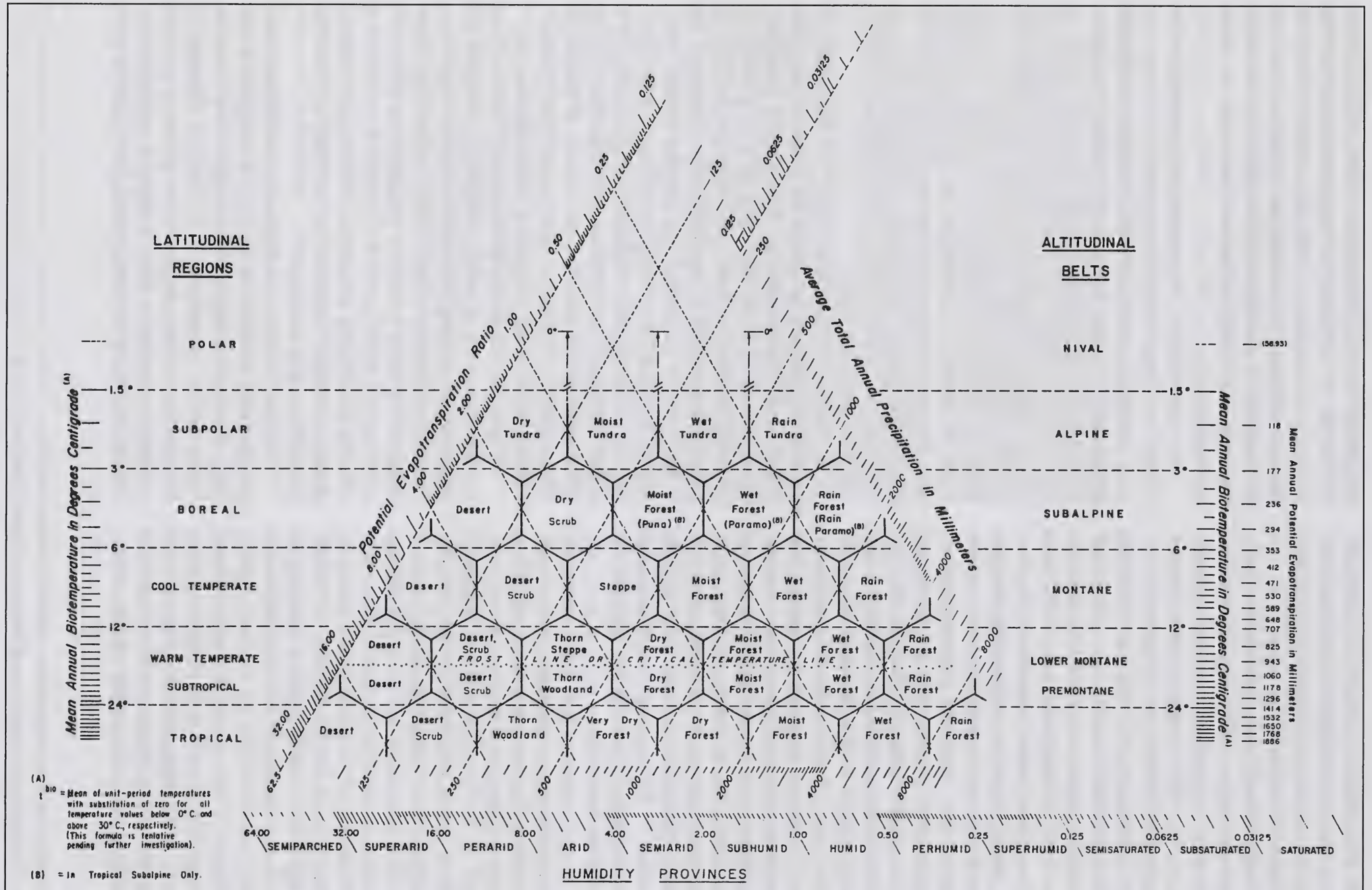


FIG. 1.– Diagram for the classification of world life zones or plant formations (HOLDRIDGE , L. R., 1971.– Life zone ecology, Tropical Science Center, San José, Costa Rica : 43).

Diagramme pour la classification des zones de vie ou des formations végétales du monde.

Source : MNHN

important, comme l'atteste l'échange qu'il a eu en 1966 avec Holdridge par l'intermédiaire de la revue Adansonia.

C'est pourquoi au total, le nombre de "zones de vie" ne sera pas d'une trentaine (vision bidimensionnelle) en passant de l'équateur au pôle mais de plus de 130 !

Ainsi, la vision tridimensionnelle d'un "hexagone-zone de vie" donné, observé depuis l'équateur vers l'un des pôles, sera en fait celle d'un prisme hexagonal (à huit côtés), les deux extrêmités émergeant dans les régions latitudinales considérées. L'exemple extrême sera celui du prisme qui part de l'étage nival en région tropicale pour s'ouvrir à l'étage basal des régions polaires. HOLDRIDGE considère ces "zones de vie" extrêmes comme apparentées mais toutefois bien distinctes.

Ainsi, HOLDRIDGE n'applique pas une équivalence stricte entre altitude et latitude. On ne peut en effet négliger les effets reconnus aujourd'hui du photopériodisme sur les espèces végétales et animales conditionnées par la latitude même si les similitudes physionomiques des "zones de vie" apparentées demeurent frappantes. Joseph TOSI, du CCT de San José, signale que les variables liées à la latitude comme les cycles annuels, la durée du jour, l'angle du soleil, l'intensité de la radiation, la qualité de la lumière, la périodicité thermique, sont hautement corrélées avec l'échelle des biotempératures du diagramme (TOSI, 1964).

Ainsi, HOLDRIDGE a inventé un système qui s'appuie sur les données conceptuelles de l'écologie de l'Ancien et du Nouveau monde.

LA TRADITION PHYSIONOMIQUE ET L'ÉCOLOGIE AMÉRICAINE

HOLDRIDGE connaît bien et utilise les travaux des premiers phytogéographes européens du XIX^e^ siècle. Il retient quelques jalons : HUMBOLDT (1805), SCHOUW (1823), Alphonse de CANDOLLE (1855), KERNER von MARILAÜN (1863), GRISEBACH (1872), DRUDE (1890), WARMING (1895) et SCHIMPER (1898)[4].

August GRISEBACH introduit le concept de formation végétale en 1838, mais c'est surtout son ouvrage de 1872 qui est resté célèbre[5]. C'est à lui qu'HOLDRIDGE se réfère quand il cherche à inscrire son travail dans une filiation conceptuelle qui renvoie à la tradition physionomique européenne. Son intérêt pour GRISEBACH est probablement aussi dû au fait qu'il a tenté, dès 1838, de déterminer les grandes formations végétales du globe en tenant compte des conditions climatiques intertropicales et en les comparant à celles de l'Europe. De plus, il a évoqué la nécessité de trouver les températures maximales et minimales au delà et en deçà desquelles la végétation ne se développe pas. Cette donnée est fondamentale dans le système. Enfin, Holdridge considère que WARMING et SCHIMPER[6] ont donné à la notion de formation végétale une interprétation écologique.

Il connaît aussi la tradition physionomique américaine, qui s'est développée indépendamment de l'européenne à partir des concepts fondés au début du XIX^e^ siècle.

Avant WARMING, en 1892, l'ornithologue américain C. Hart MERRIAM, chef de la Division fédérale d'ornithologie et de mammalogie économiques puis chef du Bureau des questions biologiques, propose une synthèse des travaux des grands biogéographes du XIX^e^ siècle. Il recense 56 auteurs qui ont proposé des divisions zoologiques et botaniques pour l'Amérique du Nord. Il s'agit surtout de botanistes avant 1850 (68 %) et de zoologistes entre 1850 et 1870 (65 %). Les plus importants sont Alexander von HUMBOLDT (1805) pour la botanique et Louis AGASSIZ pour la zoologie (1850). Après eux, européens et américains ont proposé leurs systèmes de classification, sans prendre suffisamment en compte leurs travaux mutuels, malgré les efforts fédérateurs d'universitaires comme Asa GRAY, de HARVARD. C'est pourquoi les synonymies sont nombreuses. Humboldtien, il estime qu'en Amérique du Nord 1 km en altitude correspond à 800 km en latitude, pour les effets sur la faune et la flore, Merriam s'appuie sur les recherches du professeur GILL, ancien président de la Société de biologie de Washington, qui a déterminé des "domaines zoologiques" ("zoological realms"), neuf terrestres et cinq maritimes, en 1889. Sur cette base, il propose de "présenter quelques faits concernant la distribution des plantes et des animaux terrestres en Amérique du Nord". La température d'abord, l'humidité ensuite, sont les deux facteurs principaux.

---

[4] Sur ces auteurs et sur l'histoire de l'écologie : ACOT, P., 1988.– Histoire de l'écologie, PUF, Paris : 285 p. ACOT, P., 1993.– Histoire de l'écologie, PUF, Paris : 127 p. DROUIN, J. M., 1991.– Réinventer la nature, l'écologie et son histoire, Desclée de Brouwer, Paris 1991 ; 2e. éd., 1993 : 207 p. DELEAGE, J. P., 1991.– Histoire de l'écologie, une science de l'homme et de la nature, La Découverte, Paris ; 2e éd., Paris, 1994 : 330 p. ACOT, P., (dir.), 1998.– The European origins of scientific ecology (1800-1903), GORDON & BREACH, Editions des Archives Contemporaines, 2 vol., CD-ROM : 931 p.

[5] GRISEBACH, A. R .H., 1838.– Über den Einfluss des Climas auf die Begränzung des Natürlichen Floren, Linnea 12 : 159-200. GRISEBACH A. R. H., 1872.– Die Vegetation der Erde, nach ihrer Klimatischen Anordnung, Engelman, Leipzig : 700 p.

[6] WARMING, E., 1895.– Plantesamfund. Grundträk af den Ökologiske Plantegeografi, P. G. PHILIPSEN, Copenhagen : 412 p. (Traduction allemande : 1896.– Lehrbuch der Oekologischen Pflanzengeographie, Eine Einführung in die Kenntniss der Pflanzenvereine, Gebrüder Borntraeger, Berlin. Traduction anglaise augmentée et remaniée : 1909.– Oecology of plants, An introduction to the Study of Plant Communities, Clarendon Press, Oxford). SCHIMPER, A. F. W., 1898.– Pflanzengeographie auf der physiologischen Grundlage, Leipzig, 1898 : 876 p. (Traduction anglaise : 1903.– Plant geography upon a physiological basis, Oxford).

Source : MNHN

Compilant les travaux antérieurs, corrélant les résultats, il réduit les synonymies et aboutit à définir sept "aires de vie" ("life areas") dans la partie non tropicale de l'Amérique du Nord, à partir desquelles il délimite des "régions de vie ("life regions") ou "zones de vie" ("life zones"), aux frontières desquelles existent des "zones de transition". Ces zones ont des désignations géographiques, les facteurs climatiques pouvant donner lieu à des subdivisions. Par exemple, la "zone sonorienne" est divisée en "haute" et "basse" en fonction des moyennes de température, elles-mêmes subdivisées en "arides" et "humides". Au sein d'une même zone, des populations animales et végétales sont ensuite identifiées. Il s'agit donc d'une tentative pionnière de classer les provinces biologiques d'Amérique du Nord et d'une première définition du concept de "zone de vie", comme l'indique J. Tosi (1964). De plus, cette classification devient vite populaire aux USA, grâce à sa présentation dans tous les muséums d'histoire naturelle.

Chez Merriam & Holdridge , les concepts de "zone de vie" sont donc homologues et ont la même fonction : déterminer les limites d'une aire de distribution des êtres vivants à partir de l'étude des facteurs climatiques.

En 1900, W. Köppen a l'idée d'utiliser les plantes comme instruments météorologiques capables d'intégrer les éléments climatiques variables. Sa classification, comme celles qui vont lui succéder, est basée sur des données climatiques (Martonne, 1926 ; Thornthwaite, 1931). Après celui de Merriam, le système le plus utilisé est d'ailleurs celui de Köppen (1930). Selon Jean Demangeot (1976), il s'agit d'une classification écologique descriptive. D'autres systèmes sont proposés dans les années 1940-1950 : Blair (1942), Kuchler (1949), Dansereau (1951), Trewarta (1954). Celui de C. W. Thornthwaite, qui a dirigé le laboratoire de climatologie de l'Université John Hopkins à Seabrook dans le New Jersey, introduit en 1948 le concept fondamental d'évapotranspiration qui, on l'a vu, est repris par Holdridge . Plus analytique que Köppen, il recense les facteurs climatiques qui influent sur la végétation et les combine en formules écologiques simples, mettant l'accent sur l'évaporation. Réductionniste, il considère la végétation comme un mécanisme physique qui transporte l'eau du sol vers l'atmosphère. Ce système est jugé ambitieux par Aubréville, mais il déplore qu'il aboutisse à des cartes inutilisables en raison de leur complexité. Cependant, le concept d'évapotranspiration potentielle créé par Thornthwaite reste à la base des mesures météorologiques modernes, les calculs ayant été révisés successivement[7]. Les formules actuelles prennent en compte d'autres données permettant d'affiner les résultats (vitesse du vent, chaleur latente de vaporisation, constante psychrométrique, etc.). Holdridge a lui-même introduit la notion de biotempérature (elle n'est nommée ainsi qu'en 1960) à partir de 1947 dans ses calculs. Avec elle, l'évapotranspiration potentielle passe d'une dimension climatologique à une dimension bioclimatologique. L'originalité et l'ingéniosité du système sont reconnues par Aubréville, cependant il doute qu'il puisse être étendu à l'échelle du globe et ne voit pas sur quelles applications il débouche. Mais, pour cela, il faut avoir une représentation tridimensionnelle du diagramme et considérer ensuite les subdivisions que constituent les associations.

Par ailleurs, le système d'Holdridge remobilise une tradition physionomique qui a été progressivement abandonnée en Europe au début du XX^{e} siècle au profit de la tradition floristique.

Cent quinze articles dans 38 revues font référence à Holdridge entre 1965 et 1986[8]. Au cours de cette période, son système est utilisé dans les domaines de l'écologie (53 % des citations), de la climatologie, des sciences de la vie et de la terre en général.

UNE RÉVOLUTION COPERNICIENNE EN ÉCOLOGIE

Selon Holdridge et son école, l'abandon de la tradition physionomique en Europe ne signe pas une faillite conceptuelle mais un échec des systèmes de classification. On sait que leur multiplication et leur complexification les ont rendu inutilisables. Holdridge ajoute qu'ils ont été mis au point à partir de l'étude d'écosystèmes appauvris du fait des conditions climatiques et des perturbations dues à une anthropisation millénaire. C'est pourquoi leur usage ne pouvait pas être généralisé. Certes l'anthropisation est également très ancienne en région tropicale, mais l'organisation sociale, les modes d'exploitation des ressources par les populations précolombiennes, les barrières topographiques, ont laissé de vaste territoires vierges.

En 1971, Holdridge précise que "les premiers systèmes de classification qui avaient la prétention d'avoir une explication mondiale étaient en fait surtout développés dans les régions tempérées fraîches et envisageaient

---

[7] Van Wijk, W. R. & De Vries D. A., 1954.– Evapotranspiration. Journal of Agricultural Science, 2, Netherlands : 105-119. PENMAN H. L., 1954.– Evaporation : an introductory survey", id. : 9-29. Holdridge L. R., 1959.– Simple method for determining potential evapotranspiration from temperature data. Science, 130, 1959 : 572. W.L. Pelton, W. L., King K. M. & Tanner C. B., 1960.– An evaluation of the Thornthwaite and mean temperature methods of determining potential evapotranspiration. Agronomical Journal, 52 : 387-395.

[8] Ecology, Biotropica, Hydrobiología, Journal of Mammalogy, Science, American Midland Naturalist, The American Naturalist, Missouri Botanical Garden Annals, Environmental Management, American Journal of Botany, Journal of Ecology, Oecologia, Ambio (Puerto Rico), Canadian Journal of Forest Research, Environmental Conservation, Journal of Applied Ecology…

Source : MNHN

relativement peu de catégories, habituellement moins d'une douzaine de zones. Une division des environnements terrestres en un aussi petit nombre de types fondamentaux était souvent trop grossière pour avoir une valeur dans la recherche en écologie, et beaucoup d'observateurs ont écarté une telle classification, pour sa stérilité. Dans les environnements tropicaux en particulier, un système plus précis et détaillé était requis"[9].

HOLDRIDGE s'appuie aussi sur une réflexion de 1937 du botaniste Van STEENIS qui écrit : "*la plupart des études sur la végétation proviennent d'Europe, et je suis d'avis qu'en raison du manque de matériel, ces recherches ont commencé avec un point de vue renversé. Quand on étudie de nombreux types de végétation, en les comparant et en les mettant en relation les uns avec les autres, on doit logiquement commencer par le plus riche et dériver à partir de là vers le moins compliqué, les types appauvris qui ont été produits par sélection. Les types de végétation les plus riches en nombre d'espèces, volume et densité, sont trouvés sous les tropiques. Ce n'est pas la végétation anthropogénique d'Europe qui devrait être le point de départ des recherches*"[10].

Ces propos rejoignent ceux du grand écologue catalan Ramón MARGALEF qui écrivait en 1968 : "les écosystèmes reflètent l'environnement physique dans lequel ils se sont développés, et les écologues reflètent les propriétés des écosystèmes dans lesquels ils ont grandi et mûri. Toutes les écoles écologiques sont fortement influencées par un genius loci qui vient du paysage local. (...) La végétation en mosaïque des régions méditerranéennes et alpines, soumise aux interventions humaines millénaires, a contribué à la naissance de l'école de sociologie végétale de Zürich-Montpellier, avec BRAUN-BLANQUET (...). La Scandinavie, avec une flore pauvre, a produit des écologues qui comptent chaque pousse et chaque bourgeon. Il est regrettable que la forêt tropicale humide, le modèle le plus complet et le plus complexe d'écosystème, ne soit pas un endroit convenable pour la reproduction des écologues"[11]. Il évoque ensuite les écoles américaine et russe.

Quelques années plus tard, MARGALEF rappelle l'existence du système des "zones de vie" de HOLDRIDGE dans Ecología et présente une version simplifiée de son diagramme[12].

L'école d'HOLDRIDGE retourne donc le point de vue habituel qui est celui des pays du "Nord" et cherche à disqualifier toutes les tentatives de généralisation des méthodes mises au point dans les régions tempérées. Les milieux forestiers tropicaux offrant la gamme écologique la plus complète, HOLDRIDGE et ses élèves nourrissent l'espoir d'appliquer le concept de "zone de vie" ailleurs que sous les tropiques. Certains membres actuels du CCT, le Dr Humberto JIMÉNEZ en particulier, tentent de promouvoir une nouvelle piste de recherche, consistant à croiser le système d'HOLDRIDGE avec les méthodes appliquées en Europe afin de l'adapter aux conditions écologiques des régions tempérées.

CONCLUSION

Sur le plan épistémologique, l'école d'HOLDRIDGE s'inscrit donc dans le cadre de la tradition physionomique qui est née en Europe au début du XIX^{e} siècle, dans celui de l'écologie américaine du début du XX^{e} siècle, mais aussi dans celui d'une tradition plus récente, qui vise à retourner le point de vue européen pour adopter un point de vue tropical.

Comme les autres écoles d'écologie, celle d'HOLDRIDGE a la prétention d'appliquer ses méthodes sous toutes les latitudes. Les conditions historiques de sa structuration, sa richesse conceptuelle et son lieu de fondation - un pont isthmique riche d'influences biogéographiques - lui ont permis de caresser l'espoir de s'émanciper de "l'esprit des lieux" qui marque fortement les écoles du Nord.

BIBLIOGRAPHIE

AGASSIZ, L., 1850.– *Geographical distribution of animals.* Christian Examiner : 181-204.

AUBRÉVILLE, A., 1963.– Conceptions modernes en bioclimatologie et classification des formations végétales. *Adansonia,* V, 3 : 297-306.

AUBRÉVILLE, A., 1965.– *Conferencias sobre ecología forestal tropical,* CATIE, Turrialba.

DEMANGEOT, J., 1976.– *Les espaces naturels tropicaux : essai de géographie physique.* Masson, Collection Géographie, Paris-New York-Barcelone : 190 p.

DE MARTONNE, E., 1926.– Aérisme et indice d'aridité. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences,* 182 : 1395-1398.

GAUSSEN, H., 1933.– *Géographie des plantes.* A. Colin, Paris : 222 p.

GUILLAUMET, J.-L., 1996.– *Colloque international de phytogéographie tropicale.* 1993, ORSTOM éditions, Paris.

HOLDRIDGE, L. R., 1947.– *The pine forest and adjacent mountains vegetation of Haïti, considered from the standpoint of a new climatic classification of plant formations.* Ph. D. dissertation, University of Michigan : 186 p.

HOLDRIDGE , L. R., 1947.– Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science,* 105 : 367-368.

---

[9] HOLDRIDGE L. R., GRENKE, W. C., HATHEWAY, W. H., LIANG, T. & TOSI J. A., 1971.– Forest environments in tropical life zones. A pilot study, Pergamon Press, Oxford-New York-Toronto-Sydney-Braunschweig : 747 p. (5).

[10] Cette citation est traduite par nous, de P. W. RICHARDS, P. W., 1964.– The Tropical rain forest, Cambridge University Press ; 1e. éd. 1952 : 450 p. (VI). Richards l'a lui-même traduite de C.G.G.J. VAN STEENIS C. G. G. J., 1937.– De invloed van den mensch op het bosch, Tectona, 30 : 634-652.

[11] MARGALEF, R., 1968.– Perspectives on ecological theory, University of Chicago Press : 111 p. (26).

[12] MARGALEF, R., 1982.– Ecologia, Ediciones Omega, Barcelona : 951 p. (399 et 401).

Source : MNHN

HOLDRIDGE , L. R., 1953.– *Curso de ecología vegetal. Programa de cooperación técnica.* Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica · 47 p

HOLDRIDGE, L. R., 1966.– The life zone system, *Adansonia*, VI, 2 : 199-203

HOLDRIDGE, L. R., 1967.– *Life zone ecology.* Revised edition, Tropical Science Center, San José, Costa Rica, 140 p

JENNINGS, M., 1956.– *Use of the Holdridge life zone system.* Environmental Research Center, Washington State University, Pullman, Washington : 46 p

JIMÉNEZ, SAA, H., 1993.– *Anatomía del sistema de ecología basada en zonas de vida de L.R. HOLDRIDGE.* C.C.T., San José, Costa Rica : 21 p.

KÖPPEN, W. P., 1900.– Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geographical Zoology* 6 : 593-611.

KÖPPEN, W. P., 1930.– *Handbuch der Klimatologie.* Borntraeger, Berlin

MERRIAM, C.H , 1892.– *The geographic distribution of life in north America.* Proceeding Biological Society, Washington : 74 p

OLDEMAN, R. A. A. & HALLE, F., 1970.– *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.* Masson et Cie, Paris : 178 p.

OZENDA, P., 1964.– *Biogéographie végétale.* Doin-Deren, Paris : 374 p.

OZENDA, P., 1982.– *Les végétaux dans la biosphère.* Doin, Paris . 431 p.

OZENDA, P., 1985.– *La chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Masson, Paris-New York-Barcelone : 330 p.

PELTON, W. L., KING, K. M. & TANNER, C. B., 1960.– An evaluation of the Thornthwaite and mean temperature methods of determining potential evapotranspiration. *Agronomical Journal*, 52 387-395

PENMAN, H. L., 1959.– Evaporation : an introductory survey *Journal of Agricultural Science*, 130 : 572

SAWYER, J. O , 1963 – *The Holdridge system of Bioclimatic formations applied to the eastern and central United States.* Thesis, Purdue University Master of Science : 127 p.

STEILA, D., 1966.– *An evaluation of the Thornthwaite and Holdridge classifications an applied to the medsterranean Borderland* The Professionnal Geographer, XVIII, 6 : 358-364.

THORNTHWAITE, C. W., 1931.– The climates of North America according to a new classifcation. *Geographical Revue*, 21 : 633 655

THORNTHWAITE, C. W., 1948 – An approach toward a rational classifcation of climate. *Geographical Revue*, 38 : 55-94

TREWARTHA, G. T., 1980.– *An Introduction to climate.* Mac Graw Hill, New York : 408 p.

TOSI, J.A., 1969.– *Mapa Ecológico de Costa Rica.* San José. Instituto Geográfico Nacional, échelle 1/750 000

TOSI, J. A. jr., 1964.– Climatic control of terrestrial ecosystems : a report on the Holdridge model. *Economic Geography*, 40, 2 : 174.

VAN WIJK, W. R , DE VRIES, D. A., 1954 – Evapotranspiration. *Journal of Agricultural Science*, 2 : 105-119.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The concept of "life zone" has been elaborated by an american ecologist, Leslie R. HOLDRIDGE, in order to classify the great plant formations of the world. It corresponds to the demand of finding a system which can be generalized, and thus allows to operate comparisons on a great scale. At the same time, it allows to realise local studies, in order to supply usefull indications for the management of the territory

HOLDRIDGE, who was born in 1907 in the USA, has been turned out to the ecology of plant successions and then biotic of the school of Chicago, then he installed himself in Costa Rica in 1949. His "system", which found school from the Tropical Science Center of San José, is applied to numerous tropical countries.

It allows to define plant formations from three parameters: temperature, precipitations, humidity. Then, three factors are combinated: biotemperatures, precipitations and potential evapotranspiration's ratio. These formations offer physionomical divisions. The "life zones" are some heterogeneous geographical areas, delimited by the variations of these three parameters. The diagram which is derived is a tridimensional representation of a tridimensional model. The three factors: biotemperatures, precipitations and evapotranspiration's ratio, draw logarithmic axis. The evapotranspiration is a function of the biotemperature and the precipitations. Then, it appears hexagonal units which are subdivised in associations. A tridimensional lecture makes appear hexagonal prisms, making correspondance between related "life zones", permitting to take into account the latitudinal influences

On a historical and conceptual level, the HOLDRIDGE "system" takes place in the physionomical tradition framework which was developed in the USA at the begining of XXth century, from concepts coined in Europe in the XIXth century, and on the dynamical climax theory which rules the ecological thinking from the 1920th.

Important studies have been done in Costa Rica, in Thailand and in the most countries of Latin America, in a part of Africa and of North America.

HOLDRIDGE and his school propose a change of point of vue, a real copernician revolution. In one hand, their models have been developed from tropical forest ecosystems, the most complete and the most complexe, insteed of impoverished formations of temperate areas. On the other hand and consequently, they try to free themselves from the "genius loci" which marks the great schools of ecology which have been developed in these temperate areas of the northern hemisphere.

Écologie, t. 29 (4) 1998 : 565-581

L'OURS BRUN EN ÉGYPTE *

Nicolas MANLIUS

158, avenue du Général Leclerc, 91120 Palaiseau, France.
e-mail : Nicolas.Manlius@wanadoo.fr

SUMMARY
(review paper)

THE BROWN BEAR IN EGYPT.
The historical ecology and biogeography original field of research was presented. Information relative to the presence of the brown bear in Egypt from the Late Pleistocene to nowadays was compiled using a bibliographical research. An exhaustive list of the plastic representations attributed to the brown bear from Ancient Egypt dating from the Predynastic and the pharaonic'epoch was etablished. This information allowed us to map the supposed repartition area of the brown bear in Sinai during the historical time. This map supports the hypothesis of a crossing of the brown bear by the Suez isthmus and lead us to examine and discuss the different possible immigratory paths from Eurasia to Africa taken by this species. In conclusion, probably several paths of passage exist.

KEY WORDS: Brown bear - *Ursus arctos* - Egypt - Historical Ecology - Biogeography - Immigration.

RÉSUMÉ
(travail de synthèse)

La Biogéographie et Écologie historique, champ de recherche original, est présenté. Les informations relatives à la présence de l'ours brun en Égypte depuis la fin du Pléistocène jusqu'à nos jours sont compilées grâce à des recherches bibliographiques. La liste exhaustive des représentations plastiques de l'Égypte ancienne datant du Prédynastique et de l'époque pharaonique attribuées à l'ours brun est établie, et un dessin de chacune de ces représentations est figuré. Les informations recueillies permettent de dresser une carte des aires de répartitions supposées de l'ours brun dans le Sinaï durant les temps historiques. Cette carte alimente l'hypothèse d'un passage par l'isthme de Suez et amène à examiner et à discuter les différentes voies possibles d'immigration qu'aurait pu emprunter l'ours brun pour se rendre d'Eurasie en Afrique. La conclusion qui s'impose est celle de l'existence probable de plusieurs voies de passage.

MOTS CLÉS : Ours brun - *Ursus arctos* - Égypte - Écologie historique - Biogéographie - Immigration.

INTRODUCTION

LA BIOGÉOGRAPHIE ET ÉCOLOGIE HISTORIQUE : PRÉSENTATION

La Biogéographie et Écologie historique est un champ de recherche basé sur l'interdisciplinarité. Développée par GROUT DE BEAUFORT (1988) et appliquée aux grands mammifères d'Égypte par un de ses étudiants (MANLIUS, 1996), elle peut se définir comme l'étude des interactions entre l'homme, le milieu et un animal au cours du temps, et les effets de ces interactions sur la distribution de ce dernier dans une ou plusieurs régions du monde. Ce champ de recherche nécessite la lecture de toute la bibliographie existante sur l'animal dans la zone géographique d'étude. L'utilisation du mot *historique* est de rigueur puisque l'on utilise les données faunistiques de la Préhistoire (fouilles paléontologiques et archéologiques) et du domaine de l'histoire (égyptologie, relations de voyages ou d'explorations, rapports de missions scientifiques). Mais la recherche bibliographique sur les textes anciens introduit un biais dans la mesure où de nombreuses relations fournissent parfois des indications erronées, qu'il faut déceler, puis interpréter. Pour pondérer les affirmations parfois atypiques des anciens auteurs et identifier l'espèce qu'ils ont voulu désigner, il faut donc effectuer des recoupements avec des notions d'écologie, impliquant une bonne

* Manuscrit reçu le 14 avril 1998 ; version révisée acceptée pour publication le 28 décembre 1998.

Source : MNHN

connaissance de la biologie de l'animal choisi pour l'étude. Le mot *écologie* trouve par conséquent toute sa place dans le terme générique *d'Écologie historique*. Une des principales finalité de l'Écologie historique est l'établissement d'une carte montrant les aires de répartitions occupées par l'espèce étudiée aux différentes époques. Le mot *biogéographie* doit donc être employé en complément pour désigner le champ de recherche sus défini. Hautement interdisciplinaire, ce dernier doit également faire appel à des notions de sciences humaines et de climatologie. Jusqu'à présent, il ne s'est appliqué qu'à des animaux, mais rien n'exclut qu'il ne puisse l'être à des végétaux.

Le terme d'Écologie historique fut créé par STEELE & WELCH (1973), et reprit par SHEAIL (1980), à partir de recherches appliquées à l'étude du paysage : en suivant l'histoire de l'évolution du sol (des forêts transformées en pâtures, par exemple), ces auteurs en déduisaient la distribution de la faune et de la flore associées (GROUT DE BEAUFORT, *ibid.* : 7). Ce type de recherche faisait presque exclusivement appel à la consultation d'archives ou de livres contenus dans les bibliothèques. Aussi, lorsque l'idée fut clairement énoncée de retracer de façon systématique l'évolution d'aires de répartitions d'êtres vivants en s'aidant de sources écrites, le terme *Écologie historique* fut naturellement conservé (GROUT DE BEAUFORT, *ibid.* : 11).

Le pays choisi pour l'étude de Biogéographie et Écologie historique entreprise ici est l'Égypte, dans lequel sera suivie l'évolution des populations d'ours bruns, *Ursus arctos* LINNÉ, 1758, depuis le début du Pléistocène final (vers 22 000 av. J.-C.) jusqu'à nos jours.

POURQUOI LE CHOIX DE L'ÉGYPTE

L'atout historique

L'Égypte, peuplée par l'homme dès le début du Pléistocène (MIDANT-REYNES, 1992 : 33), est susceptible de fournir en grande quantité les restes osseux d'animaux consommés par les peuples de chasseurs-cueilleurs qui l'habitaient. Par la suite, la vallée du Nil égyptien fut le siège d'une civilisation brillante, laissant dès ses débuts des représentations animales - sous forme de bas-reliefs, de peintures, d'objets artisanaux, etc., - parfois fidèles au point d'ôter toute équivoque quant à la détermination des espèces. L'Égypte fut ensuite l'objet d'évocations faunistiques de la part des auteurs hellènes et latins durant l'Antiquité, puis des chroniqueurs arabes pendant la période correspondant approximativement au Moyen Âge. A partir de la Renaissance (première moitié du XVI^{e} siècle) les voyages en Égypte dus à des Européens ne vont cesser de se multiplier et donneront naissance à de nombreuses relations, dont certaines comportent parfois de longs chapitres traitant de façon détaillée les sciences naturelles. Toutefois, ces travaux resteront occasionnels et leur suivi par là même aléatoire. Ce ne sera qu'à l'issue de l'Expédition d'Égypte menée par Bonaparte de 1798 à 1801, que le pays des pharaons fera l'objet de visites régulières et fréquentes de la part d'explorateurs et de scientifiques. Ceux-ci laisseront, de façon continue jusqu'à nos jours, une somme de renseignements diversifiés et de plus en plus abondants sur sa faune et celle des pays proches. Il est ainsi possible d'assurer un suivi quasi régulier de l'évolution de la distribution de la faune mammalienne terrestre et sauvage en Égypte depuis le Pléistocène final jusqu'à nos jours. Il ne subsiste en effet qu'un faible hiatus d'informations entre les connaissances acquises sur les faunes paléontologiques et préhistoriques (étudiées grâce à un matériel osseux), et les faunes plus modernes observées au début des temps historiques. L'Égypte est un des très rares pays présentant une documentation sur sa grande faune couvrant de façon presque complète une aussi longue période de temps. Elle se révèle donc idéale pour réaliser une étude de Biogéographie et Écologie historique.

L'atout géographique

L'Égypte est le seul pays possédant une bande de terre émergée, le Nord Sinaï, reliant l'Afrique à l'Asie. Par conséquent, elle constitue une zone de passage obligée pour les immigrations d'animaux terrestres entre ces deux continents. Il est ainsi possible de situer les études de Biogéographie et Écologie historique réalisées en Égypte dans un contexte plus vaste d'immigrations intercontinentales.

Toutefois, cette terre de passage est à "péage". C'est-à-dire que le pays présente un premier barrage entre l'Est et l'Ouest constitué par le delta du Nil et le Nil, et un second entre le Nord et le Sud résultant du contraste climatique régnant entre la région, relativement humide, s'étendant le long de la Méditerranée et les déserts Occidental et Oriental, beaucoup plus arides (AYYAD & GHABBOUR, 1986 : 188).

POURQUOI LE CHOIX DE L'OURS BRUN

L'ours brun compte parmi les plus grosses espèces terrestres. Son régime alimentaire est celui d'un omnivore mais connaît de fortes variations régionales (COUTURIER, 1954 : 475). Essentiellement solitaire, il recherche les couverts forestiers et doit vivre dans un biotope suffisamment humide (COUTURIER, *ibid.* : 450-451). Il vécut au Maghreb durant le Pléistocène supérieur (ARAMBOURG, 1962 : 9), mais de nos jours il ne se rencontre plus sur le continent africain et ne présente que des populations isolées çà et là en Eurasie ainsi que dans le nord-ouest de l'Amérique du Nord (BURTON & PEARSON, 1987 : 136-137). La recherche d'informations ayant trait à une subsistance de l'ours brun en Égypte durant les derniers vingt mille ans contribue donc à répondre à la question de la présence et de la survie de cet animal en Afrique.

Source : MNHN

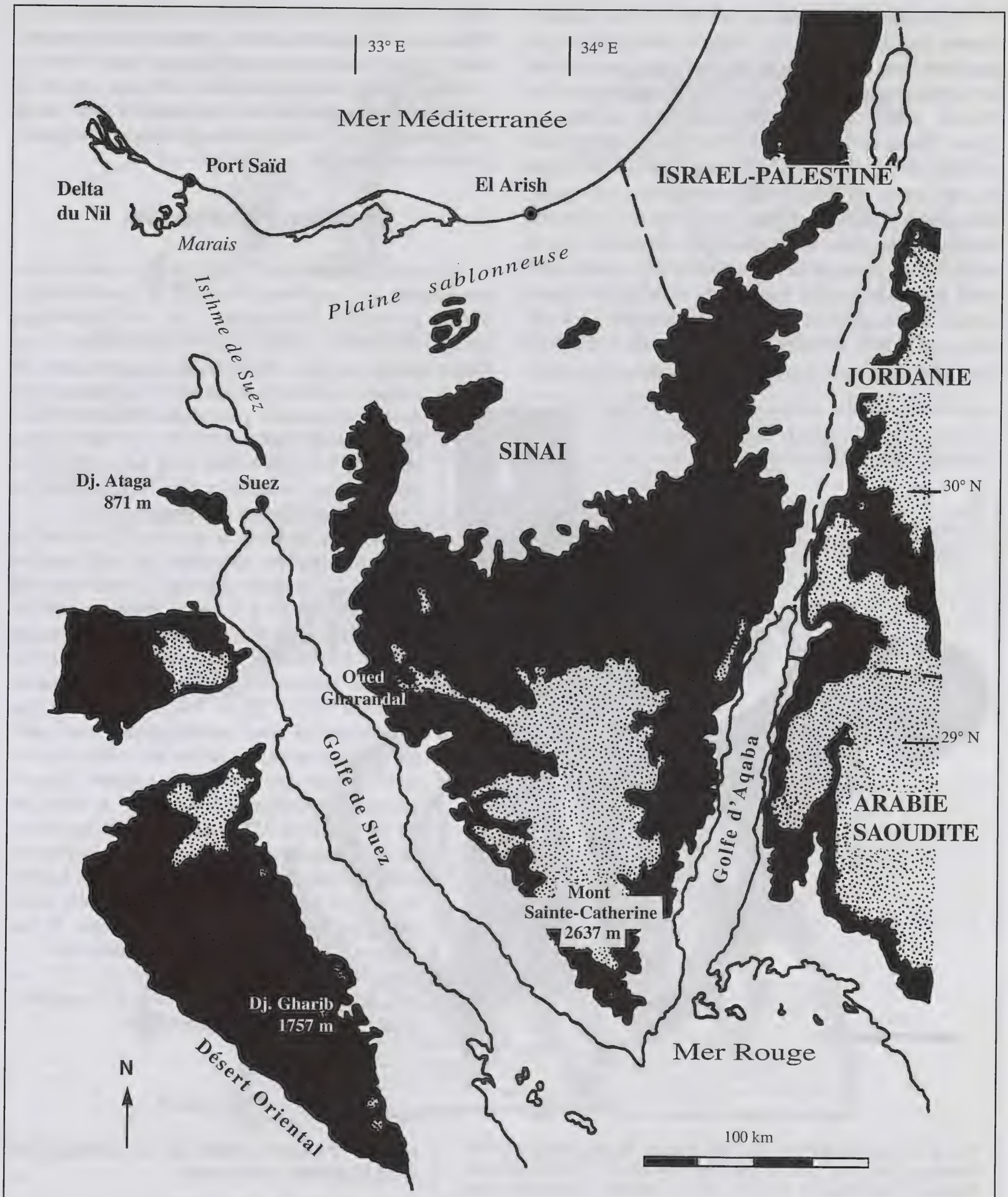


FIG. 1.– Carte topographique et toponymique du Sinaï et des terres avoisinantes.
En noir, altitude comprise entre 500 et 1 000 m ; en pointillé, altitude comprise entre 1 000 et 2 637 m.
Topographic and toponimic maps of the Sinai and surrounding lands.

Source : MNHN

Un élément encourageant en faveur d'une présence récente dans le nord-est de l'Afrique réside dans le fait que l'ours brun ait survécu au Proche-Orient jusque durant la première moitié du XX^{e} siècle. Il fut signalé dans l'est (TALBOT, 1960 : 284) et le nord de la Syrie, au centre du Liban (TOHMÉ & TOHMÉ, 1985 : 180), dans l'extrême nord de l'Irak (HATT, 1959 : 41) et dans le nord de la Turquie (KUMERLOEVE, 1976 : 95). La comparaison des répartitions passée et actuelle amène donc à se poser la question suivante : l'ours brun aurait-il autrefois étendu son aire au sud de la côte orientale de la Méditerranée en colonisant le Sinaï et en franchissant l'isthme de Suez ? Une réponse positive à cette question en amène une deuxième : les individus qui furent présents dans le nord-est de l'Égypte pourraient-ils être les descendants de la vague d'immigration à l'origine des populations maghrébines du Pléistocène ? En d'autres termes, l'isthme de Suez aurait-il servi à l'ours brun de voie de passage entre l'Asie et l'Afrique ? Dans une optique plus vaste, une réponse à cette dernière question servirait à alimenter le débat sur la problématique de l'immigration en Afrique d'animaux d'origine paléarctique.

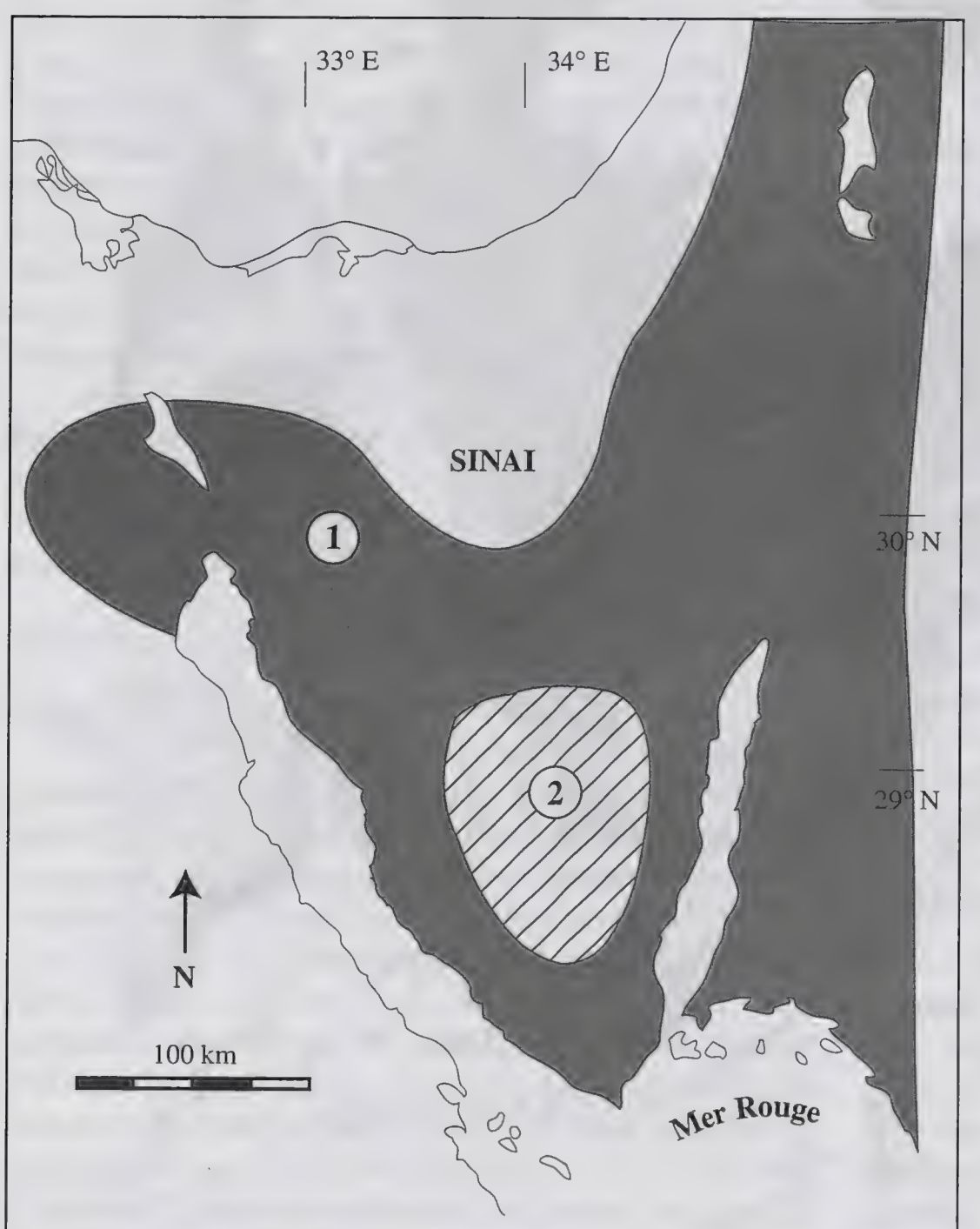


FIG. 2.– Carte de la présence de l'ours brun en Égypte durant la période historique. En grisé, zone de présence probable de l'ours brun durant l'époque pharaonique ; en hachuré, zone de présence présumée de l'ours brun jusqu'au XVI^{e} siècle.

Map of the presence of the brown bear in Egypt during the historical time. In grey, zone of probable presence of the brown bear during the pharaonic'epoch ; in hachures, zone of presumed presence of the brown bear up until XVIth century.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le travail de recherche d'informations a consisté en la consultation de livres conservés dans de grandes bibliothèques parisiennes (Bibliothèque d'Art et d'Archéologie Doucet ; Bibliothèque centrale du Muséum national d'histoire naturelle de Paris ; Bibliothèque d'égyptologie du Collège de France). Une carte du Sinaï et des zones environnantes portant des indications toponymiques est dressée (FIG. 1). Une autre carte, identique à la précédente mais sans indications toponymiques, présente les aires de répartitions de l'ours brun en fonction des époques (FIG. 2).

Pour en faciliter la gestion, la période de temps étudiée est découpée en trois grandes périodes. La première regroupe la Préhistoire (de 22 000 à 4 000 av. J.-C.) et le Prédynastique (de 4000 à 3125 av. J.-C.), documentés exclusivement par des fossiles, des restes archéologiques et des gravures rupestres. S'y adjoint l'époque pharaonique (de 3 125 à 332 av. J.-C.), caractérisée également par des restes archéologiques mais aussi par des représentations variées et souvent très réalistes. La deuxième période, comprise entre la conquête d'Alexandre le Grand et le début du XVIII^{e} siècle (de 332 av. J.-C. à 1700), est pauvre en renseignements car uniquement pourvue en récits souvent difficilement interprétables. La troisième, qui va du début du XVIII^{e} siècle à nos jours, est la plus richement documentée. Il faut préciser que l'on appelle "temps historiques" la réunion d'une ère pharaonique (de 3 125 av. J.-C. à l'an 0) et d'une ère chrétienne ("notre ère", de la naissance du Christ à nos jours).

RÉSULTATS

DE LA PRÉHISTOIRE À LA CONQUÊTE D'ALEXANDRE LE GRAND

La Préhistoire

Aucun reste osseux pouvant permettre d'envisager une présence de l'ours brun en Égypte n'a été trouvé ou déterminé comme tel (GAUTIER, 1987, 1993).

Source : MNHN

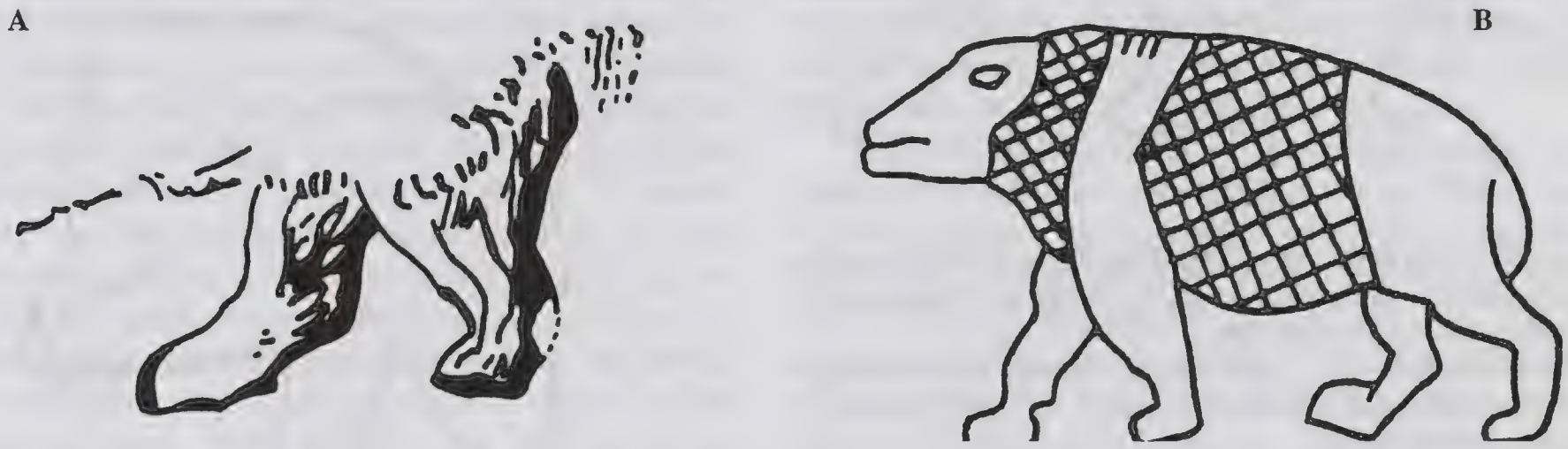


FIG. 3.– Gravures attribuées à des ours sur des manches de couteaux. *Engraving attributed to the bear on knife handles.*

A : Train et pattes arrières gravés sur la face ornée d'une bossette du manche en ivoire de la collection Carnavon (d'après BÉNÉDITE, 1918 : pl. 2).
***A**: Hindquarters and hind legs engraved on the ornamented face of the boss of a ivory handle in the Carnavon collection (after BÉNÉDITE, 1918: pl. 2).*

B : Ours gravé sur une des deux feuilles d'or cousues autour du manche du couteau en silex trouvé sur le Djebel Tarif (d'après MORGAN, 1896 : fig. 136; 1897 : pl. 5).
***B**: Bear engraved on one of the two gold leaves sewn around the handle of a silex knife found on the Gebel Tarif (after MORGAN, 1896: fig. 136; 1897: pl.5).*

FIG. 4.– Dessins, martelés sur la troisième statue du dieu Min découverte près du temple de Coptos, représentant un ours et un boviné. D'après PETRIE (1896 : pl. 3 et 4).

Drawings, hammered on the third statue of the god Min discovered near the temple of Koptos, showing a bear and a bovinae. After PETRIE (1896 : pl. 3 and 4).

Source : MNHN

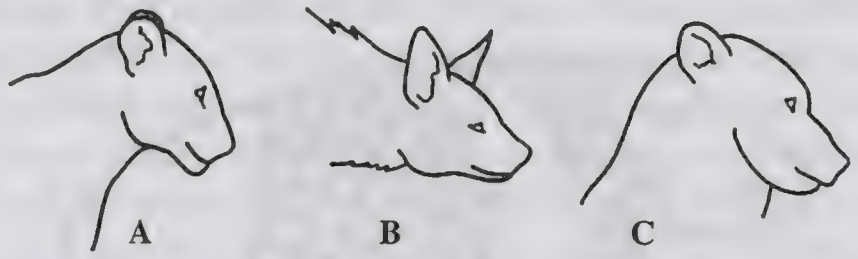


Fig. 5.– Profil d'une lionne (A), d'une hyène rayée (B) et d'un ours brun (C). On remarque que chez ce dernier le museau et le front sont presque à angle droit.
Profile of a lionne (A), a striped hyena (B) and a brown bear (C). We can notice that the latter the muzzle and the forehead are nearly at right angles.

Fig. 6.– Dessin de la moitié postérieure d'un ours à partir d'un bas-relief provenant de la chaussée d'Ounas. D'après Keimer (1955 : fig. 2).
Drawing of posterior half of a bear from a low relief coming from the causeway of Unas. After Keimer (1955 : fig. 2).

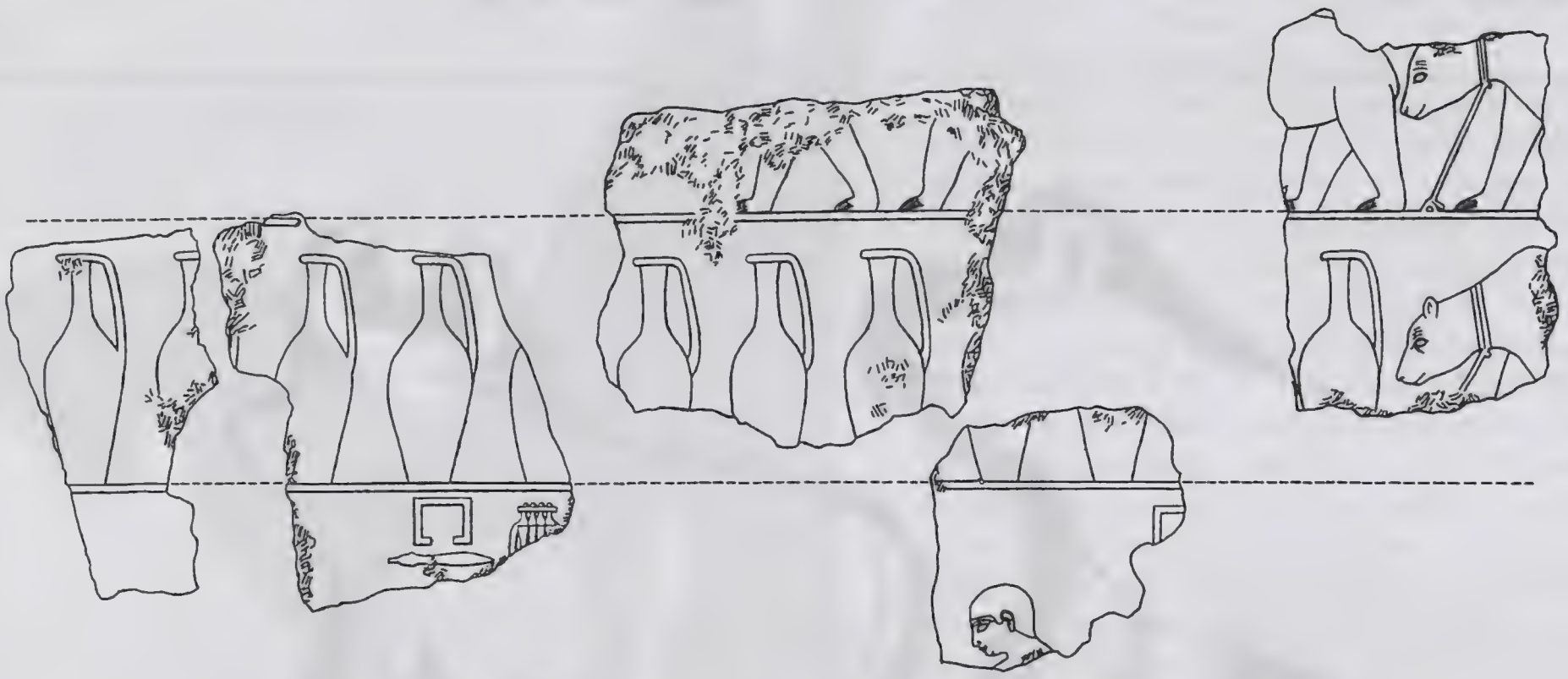


Fig. 7.– Bas-reliefs, situés sur le côté nord des colonnes de la cour du mastaba de Sahourê, représentant quatre ours, probablement tous entravés. D'après Borchardt (1913 : pl. 3).
Low relief, situated on the north side of columns of the mastaba of Sahure'court showing four bears, probably all hobble. After Borchardt (1913 : pl. 13).

Le Prédynastique

Osborn & Osbornová (1998 : 81-83) ont recensé toutes les représentations égyptiennes attribuées à des ours. Selon ces auteurs, les seules datant du Prédynastique seraient gravées sur les poignées de deux couteaux du Gerzéen tardif montrant de nombreux animaux, probablement sauvages et présents, à l'époque, dans le pays. Il s'agit du manche en ivoire de la collection Carnavon (Bénédite, 1918 : pl. 2) et d'une gaine d'or recouvrant le manche du couteau découvert sur le Djebel Tarif, à l'est de Farchout (Morgan, 1896 : fig. 136) (Fig. 3).

Cependant, Osborn & Osbornová (*ibid.* : 114) interprètent comme un lion ce qui pourrait être une troisième représentation prédynastique. Il s'agit de la moitié antérieure d'un animal martelés sur une statue du dieu Min trouvée à Coptos, et dont une photographie accompagnée d'un dessin d'interprétation parurent dans l'ouvrage de Petrie (1896 : pl. 3 et 4) (Fig. 4). L'animal en question semble poursuivre un boviné (peut-être un auroch ?) en montrant les dents, ce qui est une attitude typique de carnivore. Mais la silhouette trapue évoque plus celle de l'ours que celle du lion : la tête est robuste, le buste est

Source : MNHN

développé à tel point qu'il ne permet pas la différenciation d'un cou, et les pattes sont très massives. Il est vrai que les pavillons auriculaires arrondis pourraient faire penser à la lionne, *Panthera leo* (LINNÉ, 1758). Toutefois, le museau gros et carré et l'angle presque droit qu'il fait avec le front plaident pour l'ours brun. A moins, bien sûr, que PETRIE (*ibid*) ait mal dessiné le profil de la gravure. Cet auteur (PETRIE, *ibid.* : 8) avança qu'il pouvait s'agir d'une hyène pourchassant un jeune bœuf. Mais la seule espèce d'hyène apparaissant dans les représentations plastiques de l'Égypte pharaonique ou signalée durant notre ère dans ce pays est l'hyène rayée, *Hyaena hyaena* (LINNÉ, 1758) (OSBORN & HELMY, 1980 : 423-431). Or, cette dernière ne peut avoir servi de modèle à la gravure dont il est question car elle montre un angle museau-front beaucoup plus grand et possède une silhouette plus gracile; de plus, ses pavillons auriculaires sont très pointus (HALTENORTH & DILLER, 1985 : pl. 38) (FIG. 5). Un argument en faveur de notre hypothèse tient dans le fait que CAPART (1904 : 219) interprète les triangles sur lesquels sont posées les pattes des animaux comme symbolisant des montagnes : or, le lion n'est pas inféodé à un biotope montagnard, contrairement à l'ours brun, qui y vit.

L'époque pharaonique

Témoignages plastiques.– La quatrième et dernière représentation égyptienne d'ours où l'animal paraît être en liberté se trouve sur un bas-relief de la voie montante du roi Ounas (V^e^ dynastie), à Sakkara (KEIMER, 1955 : 455-457, Fig. 2). On y découvre une moitié postérieure d'ours aisément identifiable grâce aux pattes posées à plat sur le sol à la manière des plantigrades (FIG. 6), représentée dans une scène au milieu d'autres animaux en liberté. Mais KEIMER (*ibid.* : 457-458, Fig. 1) précise ensuite que cette scène ne figure probablement qu'une faune asiatique. Cependant, l'examen de ce bas-relief ne montre que des animaux dont on sait sans conteste qu'ils existaient en Égypte à l'époque : un oryx algazelle, un bubale, un bouquetin, une gazelle, un petit félidé, et peut-être un chacal. Par ailleurs, KEIMER (1943 : 104, Fig. 2) avait préalablement discerné, sur un autre panneau représentant des animaux en liberté de la même voie montante d'Ounas, un hippotrague rouan, *Hippotragus equinus* (DESMAREST, 1804), espèce exclusivement africaine. Ceci constitue une indication permettant de présumer que tous les animaux en liberté représentés le long de cette voie étaient présents en Égypte durant l'Ancien Empire; donc l'ours brun également.

La majorité des autres représentations d'ursidés montrent des animaux captifs apportés comme tribut au pharaon et provenant probablement d'Asie occidentale. Tel sur le bas-relief des colonnes du mastaba de Sahourê (V^e^ dynastie), à Abousir (BORCHARDT, 1913 : pl. 3), où l'on compte quatre ours entravés (FIG. 7).

Selon OSBORN & OSBORNOVÁ (*ibid.* : 81-82), la seule représentation d'ours datant du Moyen Empire est une sculpture en argile d'une mère enlaçant son ourson, trouvée à Abydos et datant de la XII^e^ ou de la XIII^e^ dynastie (GARSTANG, 1901 : 6, pl. 4) (FIG. 8).

OSBORN & OSBORNOVÁ (*ibid*) répertorient trois fresques thébaines de la XVIII^e^ dynastie où dans chacune apparaît un ours en provenance d'Asie apporté comme tribut. Elles proviennent des tombeaux d'Amunedjeh (DAVIES & DAVIES, 1941 : pl. 13) (FIG. 9), d'Ann'a (MÜLLER, 1906 : 19, pl. 8) (FIG. 10) et de Rekhmara (VIREY, 1889 : pl. 7) (FIG. 11). Toujours pour le Nouvel Empire, OSBORN & OSBORNOVÀ (*ibid*) recensent : une sculpture en bois d'un ours (EGGEBRECHT & EGGEBRECHT, 1987 : 176, fig. 83) (FIG. 12), un ours figurant sur une fresque du temple de Louxor datant de la XIX^e^ dynastie commémorant la bataille de Satuna, en Syrie-Palestine (BURCHARDT, 1914 : pl. 6) (FIG. 13), et enfin, deux ostraca de Deir el Medineh datant des XIX^e^ et XX^e^ dynasties (VANDIER D'ABBADIE, 1937 : pl. 31) sur chacun desquels est croqué un ours (KEIMER, 1956 : 340) (FIG. 14).

On dénombre donc dix-sept représentations d'ours pour le Prédynastique et l'époque pharaonique. Il est fort probable que ces animaux soient tous des ours bruns, seule espèce d'ursidé susceptible d'avoir été présente au Proche-Orient durant ces époques (HARRISON & BATES, 1991 : 125). Elles montrent clairement que l'ours n'est plus représenté à l'état sauvage en Égypte dès le Moyen Empire.

Témoignages écrits.– Bien plus tard, HÉRODOTE (-485 à -427 : 67) cite les "ours rares que les Égyptiens enterrent là où ils trouvent leurs cadavres". Au regard de la conclusion qui précède, KEIMER (1955 : 457) pense qu'il ne peut s'agir que "d'individus égarés" venus de Palestine et morts dans les plaines de l'est du delta du Nil et dans la région de Suez, où ils "n'avaient point trouvé les montagnes nécessaires à leur existence". Pourtant, l'ours brun était très répandu en Palestine durant les temps bibliques (II, Rois, 2, 24, in LYDEKKER, 1911 : 10), et devait donc l'être du temps d'HÉRODOTE. Or, les montagnes de Palestine se prolongeant dans le centre et le sud du Sinaï (FIG. 1), rien ne s'oppose à ce que des populations d'ours bruns aient pu s'étendre dans ces dernières régions. D'autant qu'elles étaient en mesure d'accueillir ce type d'animal. En effet, il existe encore de nos jours dans le nord de cette péninsule des forêts de conifères reliques, tandis que la moitié sud possède de nombreuses "oasis de montagnes" pourvues d'une végétation dense et variée (AYYAD & GHABBOUR, *ibid.* : 195-196). Le Sinaï étant en voie d'assèchement continue depuis le IV^e^ millénaire av. J.-C. (PETIT-MAIRE, SANLAVILLE & YAN, 1995 : 216), il devait donc être plus riche en végétation du temps d'HÉRODOTE qu'il ne l'est actuellement.

Source : MNHN

Fig. 8.– Sculpture en argile d'une mère enlaçant son ourson trouvée à Abydos. D'après Garstang (1901 : pl. 4).

Clay sculpture of a mother embracing her bear cub found at Abydos. After Garstang (1901 : pl. 4).

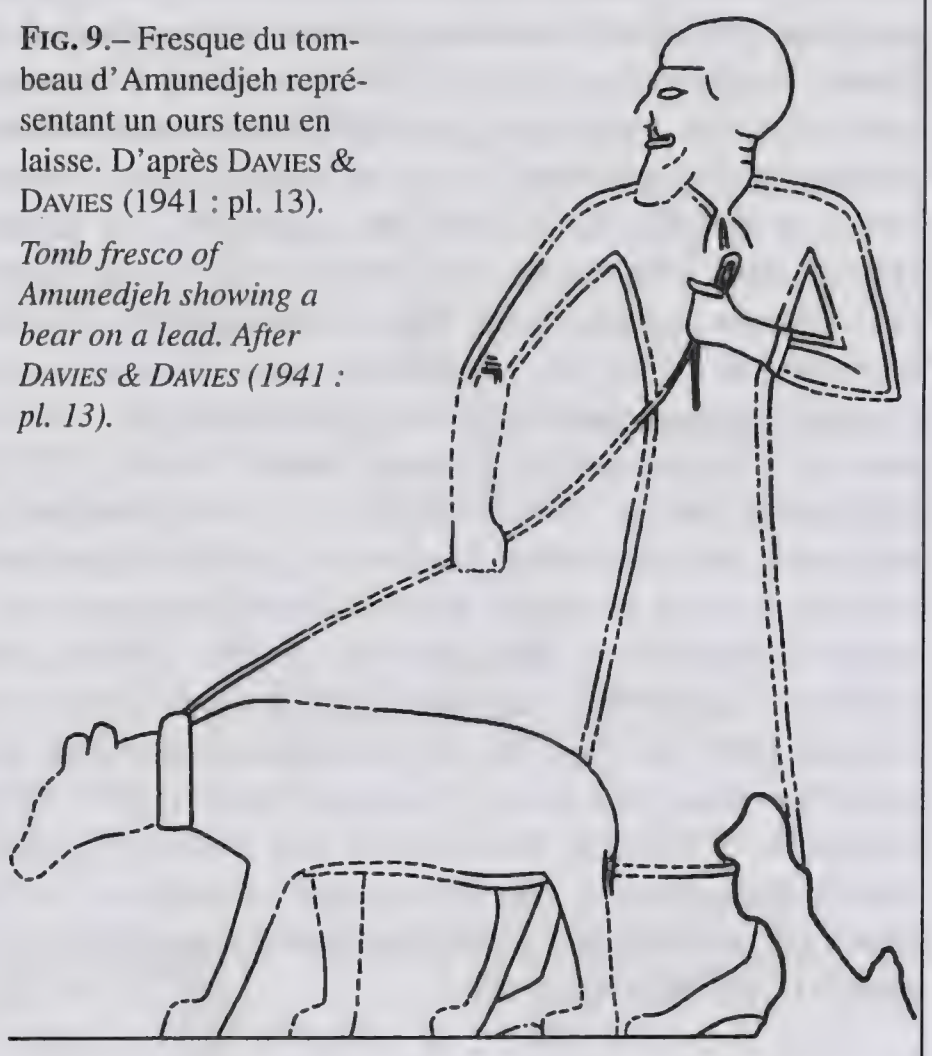


Fig. 9.– Fresque du tombeau d'Amunedjeh représentant un ours tenu en laisse. D'après Davies & Davies (1941 : pl. 13).

Tomb fresco of Amunedjeh showing a bear on a lead. After Davies & Davies (1941 : pl. 13).

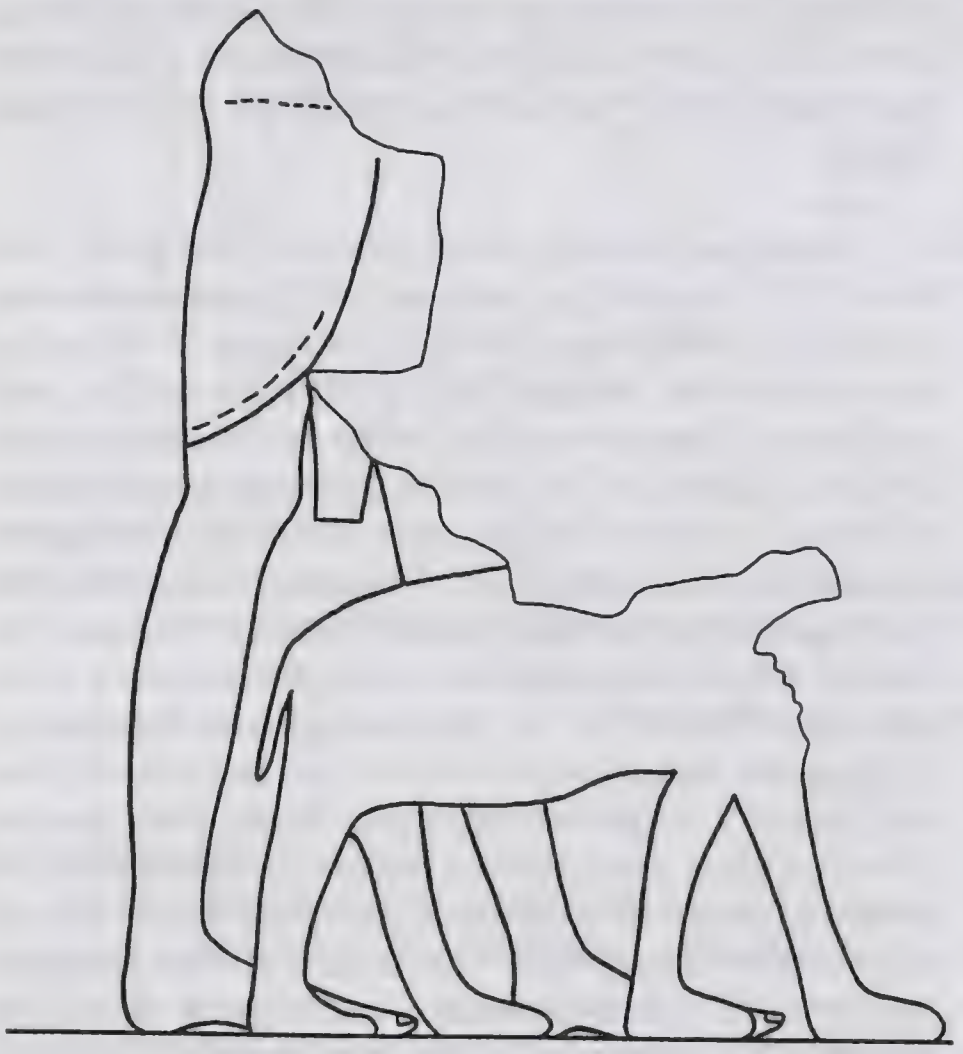


Fig. 10.– Fresque du tombeau d'Ann'a représentant les pattes et le tronc d'un ours. D'après Müller (1906 : pl. 8).

Tomb fresco of Ann'a showing the paws and trunk of a bear. After Müller (1906 : pl. 8).

Fig. 11.– Fresque d'une paroi du couloir situé immédiatement à gauche de l'entrée du tombeau de Rekhmara, représentant un ours tenu en laisse. D'après Virey (1889 : pl. 7).

Fresco on a wall of the corridor situated immediately on the left of the entrance to Rekhmire tomb, showing a bear held on a lead. After Virey (1889 : pl. 7).

Source : MNHN

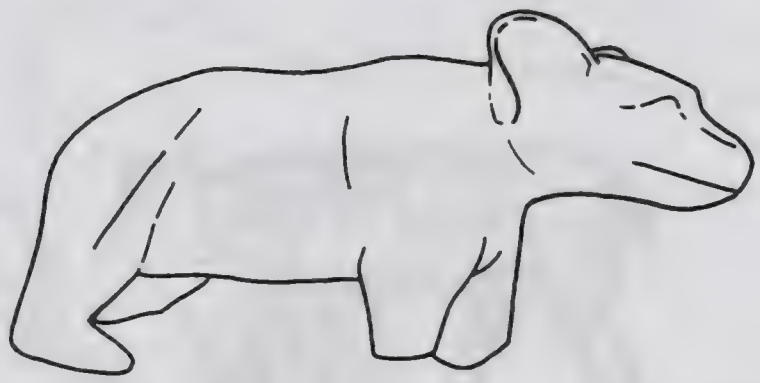


Fig. 12.– Sculpture en bois d'un ours. D'après Eggebrecht & Eggebrecht (1987 : fig. 83).
Wooden sculpture of a bear. After Eggebrecht & Eggebrecht (1987 : fig. 83).

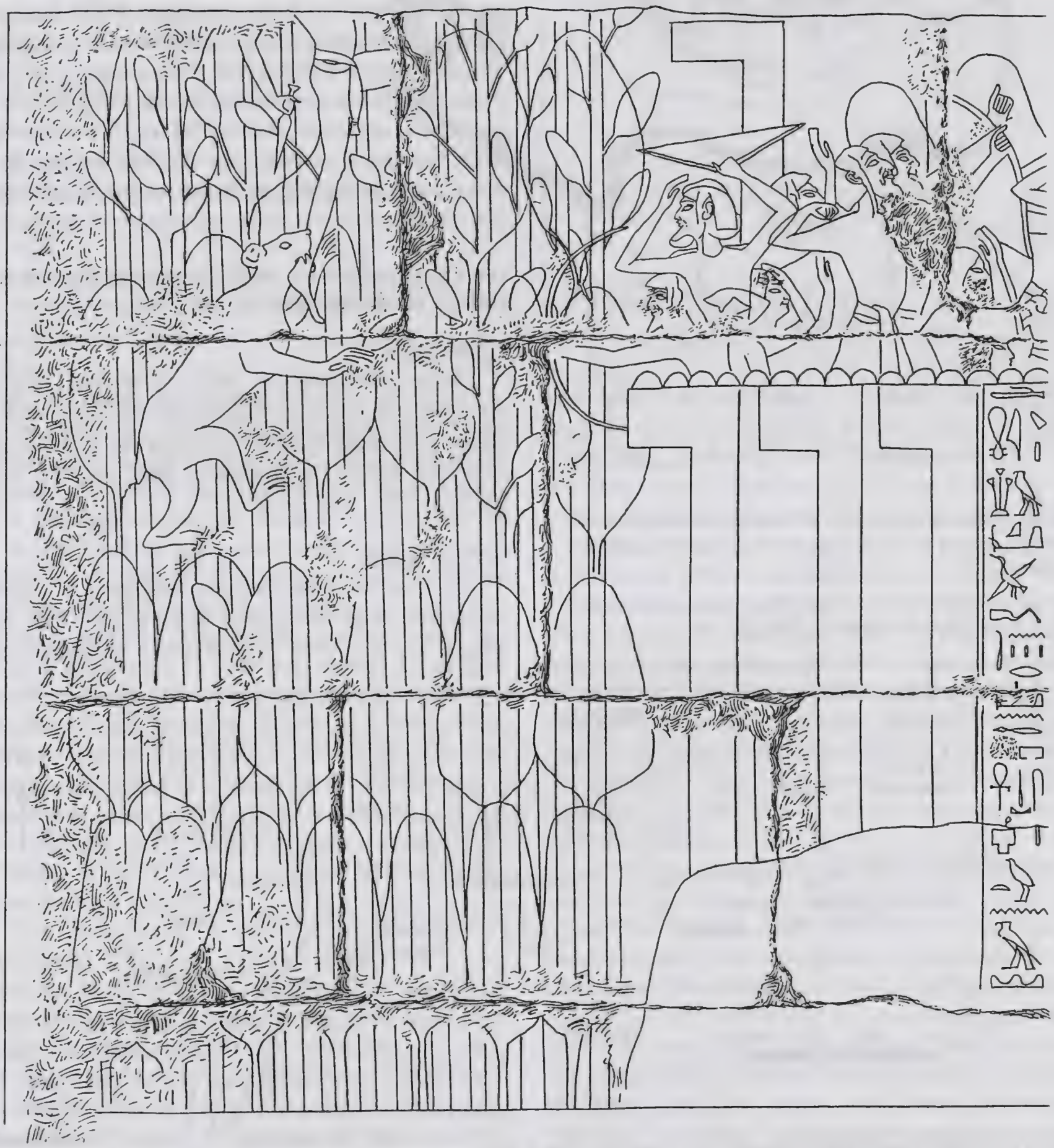


Fig. 13.– Un ours attaquant un homme sur une fresque du temple de Louxor commémorant la bataille de Satuna, en Syrie-Palestine. D'après Burchardt (1914 : pl. 6).
A bear attacking a man on a fresco of Luxor temple celebrating the battle of Satuna, in Syria-Palestine. After Burchardt (1914 : pl. 6).

Source : MNHN

FIG. 14.– Deux ostraca de Deir el Medineh sur chacun desquels est croqué un ours. D'après VANDIER D'ABBADIE (1937 : pl. 31).

Two ostraca from Deir el Medina on each one a sketch of a bear. After VANDIER D'ABBADIE (1937 : pl. 31).

L'existence d'une population d'ours bruns dans ces montagnes pourrait seule expliquer les découvertes répétées d'ours à l'est du delta du Nil au V^e^ siècle avant notre ère. En effet, si ces animaux provenaient directement des montagnes de Palestine, ils auraient dû traverser sur une distance de 300 km les déserts du Néguev et du Nord-Sinaï, déjà difficilement franchissables à l'époque (PETIT-MAIRE, SANLAVILLE & YAN, *ibid.*). Pour un grand mammifère de région montagneuse, cela constitue une performance. Le fait d'avoir découvert plusieurs dépouilles d'ours signifierait que cette performance se serait produite plusieurs fois, ce qui ajoute encore à l'invraisemblance. Il faut donc admettre *a priori* l'existence d'ours bruns dans les montagnes du Sinaï du temps d'HÉRODOTE. Une étude menée dans les Alpes montre une distribution altitudinale pour cette espèce comprise essentiellement entre 500 et 1500 m (OSTI, 1997 : 670). Transposée au Sinaï, elle délimite une aire de répartition recouvrant environ les deux tiers sud de cette péninsule (FIG. 2, 1).

DE LA CONQUÊTE D'ALEXANDRE LE GRAND AU DÉBUT DU XVIII^e^ SIÈCLE

L'Antiquité

PLINE L'ANCIEN (77, VIII : § 76) était d'avis qu'il n'existait pas d'ours en Égypte. Notons cependant que de nombreuses représentations égyptiennes d'ours furent réalisées par des gréco-romains au début de l'ère chrétienne (KEIMER, 1956 : fig. 12-25).

Le XVI^e^ siècle

Ce n'est que beaucoup plus tard que l'on retrouve des indications de présence, avec ALPIN (1581-1584 : 439) qui affirme que des "ours" sont présents en Égypte, "pas plus

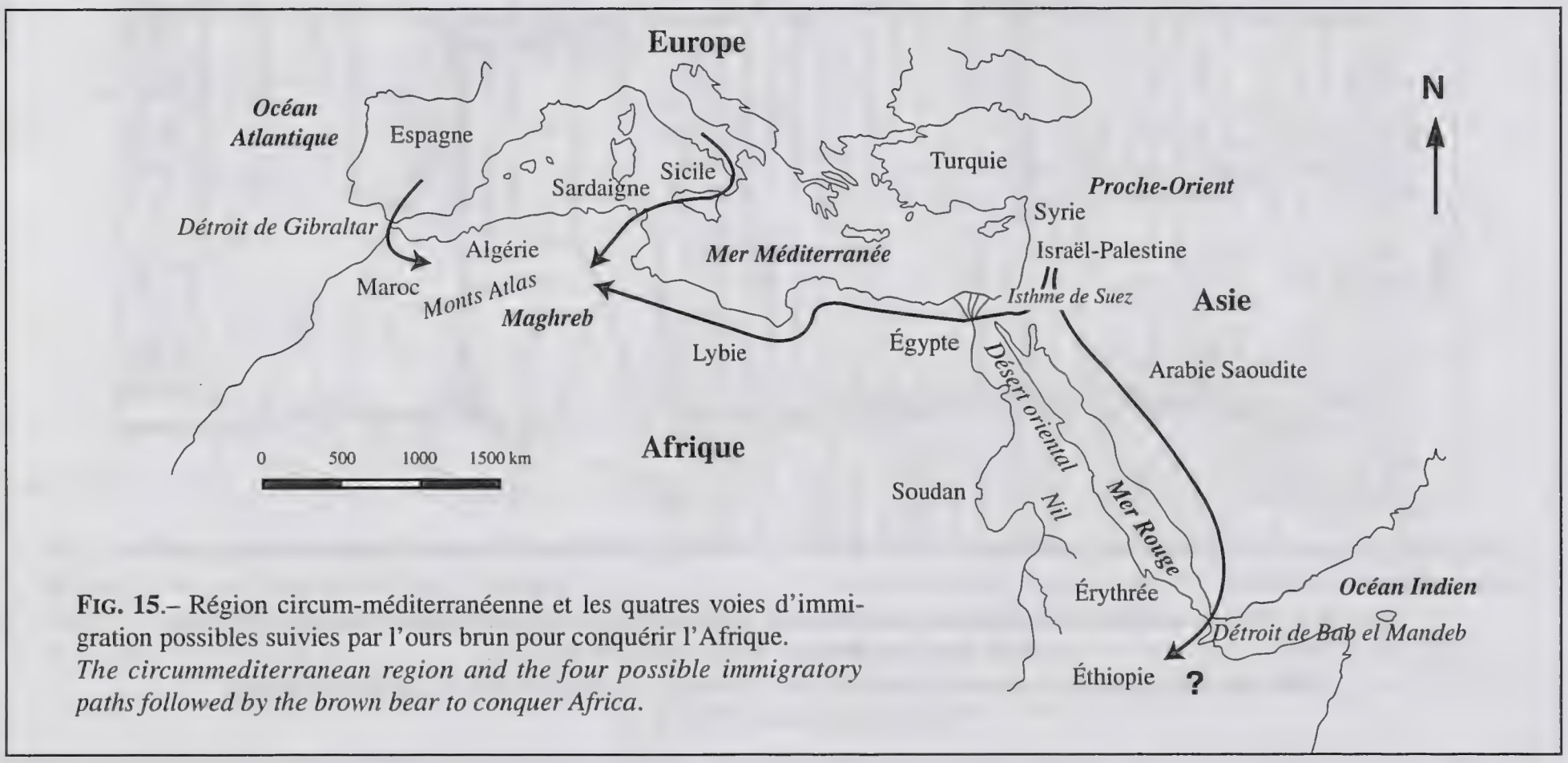


FIG. 15.– Région circum-méditerranéenne et les quatres voies d'immigration possibles suivies par l'ours brun pour conquérir l'Afrique.
The circummediterranean region and the four possible immigratory paths followed by the brown bear to conquer Africa.

Source : MNHN

FIG. 16.– Rivages méditerranéens actuels (blanc) et zones exondées durant le Würm (noir). D'après THIEDE (1978 : 682).

Current Mediterranean shore (white) and the exposed zones during Würm (black). After THIEDE (1978 : 682).

grands que des brebis, tous presque blancs" et "peu nombreux et peu féroces". Cette description peut faire croire que l'auteur ait confondu brebis et ours. Mais il est considéré comme crédible ; de plus, les brebis étaient très nombreuses à l'époque en Égypte. Enfin, la brebis étant un animal domestique répandu, ALPIN sait la reconnaître ; donc, le fait qu'il choisisse de s'y référer pour établir une comparaison avec l'animal énigmatique qu'il pense être un ours exclu *de facto* la possibilité que cet animal soit une brebis. Il s'avère que la seule sous-espèce d'ours brun vivant sur la côte orientale de la Méditerranée, l'ours brun de Syrie, *Ursus arctos syriacus* HEMPRICH & EHRENBERG, 1828, est de petite taille et possède un pelage clair. Elle correspond tout à fait à la description d'ALPIN, et par là même semble la valider. Ce témoignage permet par conséquent de présumer de l'existence de cette sous-espèce en Égypte durant le XVI^e^ siècle, sans doute dans les hautes montagnes du Sinaï (FIG. 2, 2).

Le XVII^e^ siècle

THÉVENOT (1665 : 311), en quittant Suez pour entreprendre un voyage qui va le mener le long des rivages occidentaux du Sinaï jusqu'au nord d'El Gharandal, puis de là dans les montagnes du sud de la péninsule jusqu'au mont Sainte-Catherine, voit un "ours" aux portes de Suez, mais de l'autre côté de l'isthme, sur les terres du Sinaï. Ses propos sont très exactement ceux-ci : "*Nous [...] partîmes de Suez le vendredi 25 janvier 1658 sur les quatre heures de l'après-midi, et allâmes sur le bord de la mer Rouge jusqu'au bout de la dite mer, où nous passâmes à pied sec de l'autre côté ; nous vîmes là un ours à cent pas de nous, mais dès qu'il nous aperçut, il passa l'eau, et s'enfuit de l'autre côté, de sorte que nous le perdîmes de vue ; nous en trouvâmes depuis plusieurs autres dans ce voyage*". La fin de ce récit nous apprend donc que vers le milieu du XVII^e^ siècle l'ours aurait été présent sur presque toute la longueur des côtes occidentales du Sinaï et dans les hautes montagnes de cette péninsule, et qu'il franchissait couramment l'isthme de Suez pour faire des incursions sur les terres africaines environnant Suez. L'auteur confirme plus loin (*ibid.* : 313) qu'après avoir quitté la côte un peu au nord d'El Gharandal et pénétré dans les montagnes en direction du mont Sainte-Catherine, il y a là des ours.

Cependant, bien qu'il cite (*ibid.* : 313-314) avec cet animal un grand nombre de mammifères censés être assez répandus dans le Sinaï _ lièvre, loup, chacal, renard _, jamais il ne mentionne l'hyène rayée, pourtant bien représentée sur la côte ouest de la péninsule à cette époque (OSBORN & HELMY, *ibid.* : 428-429). Une présence aussi manifeste de l'ours à proximité d'un endroit aussi fréquenté par l'homme qu'est la ville de Suez n'aurait pas manqué d'être relevée par un grand nombre de chroniqueurs de l'époque ; or, THÉVENOT est le seul à la mentionner. L'explication tient sans doute en partie dans le fait que les noms arabes de l'hyène et de l'ours, respectivement "dubbah" et "dubh", ont presque même prononciation (YALDEN, LARGEN & KOCK, 1980 : 220). THÉVENOT aurait probablement observé une hyène rayée. Mais, interprétant mal les paroles de ses guides indigènes et distinguant mal la silhouette de l'hyène (à cent pas, qui équivalent environ

Source : MNHN

à 100 m, la silhouette de l'hyène rayée n'est pas sans rappeler celle de l'ours), il aurait cru qu'il s'agissait d'un ours.

DU DÉBUT DU XVIII[e] SIÈCLE À NOS JOURS

POCKOCKE (1772 : 145) écrit qu'en 1738 le "dubber" est rare en Égypte. Le terme "dubber" est employé indifféremment à l'époque pour désigner l'ours ou l'hyène. Or, POCKOCKE (*ibid.*) utilise le terme "hahena" pour désigner cette dernière. Il est donc envisageable de considérer que ce "dubber" peut désigner l'ours. BUFFON (1760 : 253) a indiqué que l'ours était présent en Égypte, mais cet auteur est connu pour céder parfois à certaines légendes. A la suite de quoi, il semble qu'aucun explorateur n'ait plus vu ou entendu parler d'ours dans le Sinaï (BURCKHARDT, 1822 ; HUME, 1906 ; BARRON, 1907).

DISCUSSION

PROBLÉMATIQUE RELATIVE À LA PRÉSENCE DE L'OURS BRUN EN AFRIQUE DURANT LES TEMPS HISTORIQUES

L'Égypte et la Syrie-Palestine

Il semble, à la lecture d'HÉRODOTE (*ibid.*), que des ours bruns se soient égarés entre l'isthme de Suez et le delta du Nil vers 450 av. J.-C. (KEIMER, 1955 : 457), prouvant indirectement leur présence à titre permanent dans le Sinaï. Une survivance dans cette péninsule jusqu'au XVI[e] siècle est présumée (ALPIN, *ibid.*). On ne dispose d'aucune documentation fiable permettant d'avancer qu'ils aient pu y subsister plus tardivement.

La population d'ours bruns du Sinaï se serait séparée de celle de Palestine probablement durant la fin du Pléistocène. A cette époque, le réchauffement du climat causa en effet la fragmentation des écosystèmes tropicaux et xérotropicaux existant auparavant dans les principaux oueds du Sinaï (TCHERNOV, 1988 : 288). Cependant, les changements furent plus rapides dans les plaines que dans les montagnes, ce qui explique que de gros mammifères aient été capables de survivre dans ces dernières longtemps après que les plaines se furent dépeuplées (NEWBY, 1984 : 278). L'ours brun se serait donc maintenu dans le sud du Sinaï.

Mais avec la fin du Pléistocène et le début de l'Holocène, l'homme mit au point des techniques de chasse plus performantes qui menacèrent directement les petites populations isolées de grands mammifères (KLEIN, 1984 : 562 et 529), tel l'ours brun au Sinaï. L'homme aurait dans le même temps perturbé l'équilibre d'une végétation fragile et peu luxuriante en coupant du bois de chauffage, en favorisant l'expansion de certaines plantes comestibles et en incendiant de vastes superficies de steppe pour rabattre le gibier (NEUMANN, 1993 : 609). Après quoi, une compétition alimentaire avec les troupeaux domestiques aurait refoulé les grands mammifères sauvages (KLEIN, *ibid.* : 563) et entraîné un appauvrissement de l'écosystème du fait de la sélection exercée par les premiers sur les espèces végétales (DORST, 1978 : 226).

L'ours brun du Proche-Orient continua donc de subir les agressions de l'homme au fil des deux millénaires suivant l'époque d'HÉRODOTE, voyant ses aires de répartitions se fractionner de plus en plus et la taille de ses populations diminuer. Leur taille réduite et leur isolement génétique auraient condamné les populations reliques (TABERLET *et al.*, 1997 : 875) de la région, dont celle du Sinaï. La chasse moderne mettra définitivement un terme à leur déclin. Ainsi, l'introduction d'armes à feu au Proche-Orient à la fin du XIX[e] siècle conduisit à l'éradication de l'ours brun en Palestine (YOM-TOV & MENDELSSOHN, 1988 : 516) et à sa quasi-disparition de Syrie, où il fut chassé "de façon draconienne" par les officiers de l'armée allemande durant la Première Guerre mondiale (HARRISON & BATES, *ibid.* : 125).

On peut en définitive résumer l'évolution de l'ours brun au Proche-Orient par cette phrase de PETIT-MAIRE (1989 : 382) : "le rôle destructeur de l'Homme, accru par la démographie galopante et la sédentarisation des nomades, s'ajoute à celui des périodes sèches naturelles".

L'Éthiopie

Selon YALDEN, LARGEN & KOCK (*ibid.*), l'ours brun aurait pu "autrefois" vivre dans les montagnes éthiopiennes, mais n'y aurait pas existé très longtemps. Toujours selon ces auteurs, les quelques rapports y relatant sa présence durant le XIX[e] siècle ne seraient dus qu'à des exagérations ou des confusions, en particulier avec l'hyène.

L'Arabie Saoudite

BUFFON (*ibid.*) le dit se trouver dans l'actuelle Arabie Saoudite, et SMITH (1880, in HAMY, 1885 : 16) l'indique dans l'Hedjaz, vers Sôla, donc dans l'extrême nord-ouest de ce pays. Mais il s'agit sans doute ici de confusions faites avec l'hyène rayée.

Le Maghreb

De nombreux auteurs estiment que l'ours brun aurait disparu du Maghreb avant l'avènement des temps historiques (GERVAIS, 1848 : 206 ; LATASTE, 1885 : 114 ; CABRERA, 1932 : 102-103 ; ARAMBOURG 1932-1933 : 251 ; KOWALSKI & RZEBIK-KOWALSKA, 1991 : 10). Ils s'appuient en partie sur PLINE L'ANCIEN (*ibid.* : § 131 et 228), qui affirme qu'il n'y avait pas d'ours en Afrique durant l'Antiquité. Mais A. ERNOUT, qui a traduit et commenté l'ouvrage de PLINE L'ANCIEN, n'est pas de cet avis car selon lui : "nombre d'auteurs grecs et latins en attestent la présence en Algérie comme au Maroc". Une confirmation de sa présence en Afrique du Nord durant l'ère chrétienne pourrait se trouver dans les mosaïques nord-africaines

Source : MNHN

d'époque romaine qui représentent des ours (GSELL, 1913 : 115). On ne peut malheureusement pas se fier aux témoignages apportés par les mosaïques romaines. En effet, l'une d'elle, qui orne un temple situé non loin de Rome, figure un couple de girafes (SPINAGE, 1968 : 46) : on sait pourtant que ces animaux ne vivaient pas dans la péninsule italienne durant les temps historiques.

SHAW (1738 : 249), répertoriant les faunes de l'extrême nord-est de l'Algérie et du nord de la Tunisie, y indique la présence d'un ours. BLYTH (1841 : 65) se base sur la description de Crowther, un militaire anglais qui vécut à Tanger (Maroc), pour mentionner l'existence d'un ours brun de petite taille, *Ursus arctos crowtheri* Schinz, 1844, dans la région. Sa peau aurait été prélevée mais fut rongée par les rats. Ce qui eut pour effet d'inciter d'autres auteurs à présumer de la subsistance de cette nouvelle sous-espèce au Maghreb jusqu'au début de la colonisation française (JEANNIN, 1945 : 27; HARPER, 1945 : 231-232; COUTURIER, *ibid.* : 211). Cependant, SHAW a sans doute confondu avec l'hyène rayée, et BLYTH se base sur le témoignage d'un seul observateur dont la crédibilité n'est pas garantie.

VOIES D'IMMIGRATION POSSIBLES EMPRUNTÉES PAR L'OURS BRUN POUR COLONISER L'AFRIQUE

La dissemblance frappante des faunes de l'Eurasie et de l'Afrique laisse à penser que les voies d'immigration entre ces deux masses continentales auraient plus agi à la façon de barrières sélectives que de vases communicants (GERAADS, 1980 : 91). Quatre possibilités peuvent être répertoriées : isthme siculo-tunisien, détroit de Gibraltar, isthme de Suez et détroit de Bab el Mandeb (FIG. 15).

L'isthme siculo-tunisien

VAUFREY (1929 : 15), relevant une bathymétrie comprise entre 300 et 400 m entre la Sicile et la Tunisie, en déduit la nécessité d'un abaissement du niveau des mers d'au moins 350 m pour mettre à sec un passage. Un abaissement aussi important ne s'étant jamais produit en Méditerranée, il en conclut (*ibid.* : 203) qu'un passage à pied sec n'a pas existé.

Cependant, en se basant sur la répartition des industries lithiques acheuléennes dans le sud de l'Europe, ALIMEN (1975 : 417) pense au contraire qu'un tel passage exista au Riss (Pléistocène moyen). Disposant d'une carte bathymétrique plus récente, il établit un trajet le long duquel les profondeurs n'excèdent pas 294 m (*ibid.* : 423-424). Il admet ensuite comme envisageable qu'au Riss l'abaissement du niveau des mers atteignit 250 m (*ibid.* : 426). Cet abaissement n'aurait toutefois pas été suffisant puisque le fond de la Méditerranée le long du trajet aurait encore été recouvert, en son point le plus bas, d'une épaisseur d'eau de 44 m. Calculant alors la subsidence des fonds méditerranéens depuis la fin du Riss, il trouve 45 m (*ibid.* 427). Ce qui donne, au final, un mince filet de terre émergeant d'un mètre au-dessus de la Méditerranée et reliant, au Riss, la Sicile à la Tunisie.

Toutefois, ALIMEN rassemble des faisceaux de données servant son hypothèse mais ne peut être catégorique, faute de preuves formelles. On admet à l'heure actuelle que le maximum de l'abaissement du niveau des mers pour le Quaternaire eut lieu au Riss et fut de 159 m (GOUDIE, 1992 : 219). La carte des zones exondées de la Méditerranée établie par THIEDE (1978 : 682) pour le Würm, et correspondant à une diminution de 120 m par rapport au niveau actuel (FIG. 16), peut être considérée comme une bonne approximation des limites maximales atteintes par les lignes de rivage durant les régressions marines du Quaternaire. Il n'existe aucun forage océanique qui apporte la preuve que les isthmes siculo-tunisien et sardo-pontin aient été exondés au cours des deux derniers millions d'années (M.-F. BONIFAY, comm. pers.). Toujours d'après M.-F. BONIFAY, s'il est vrai que le manque de données pour cette région de la Méditerranée fait que l'on ne peut exclure une éventuelle exondation, "même si des ponts ont existé, ils ont sûrement été discontinus et les conditions de passage difficiles; ils n'ont donc participé que pour une partie très faible aux immigrations entre l'Europe et l'Afrique".

Le détroit de Gibraltar

L'ours brun apparut en Chine au début du Pléistocène moyen (ANDERSON, 1984 : 57), atteignit la Palestine (TCHERNOV, *ibid.* : 215) et l'Europe à la fin du Pléistocène moyen (Riss-Würm) (BONIFAY, 1971), et la région de Gibraltar au Pléistocène supérieur (COUTURIER, *ibid.* : 229 et 234-235). Par ailleurs, certains restes d'ours bruns provenant du Maroc datent du Pléistocène supérieur (VAUFREY, 1955 : 383), et des ossements fossiles incontestablement attribuables à *Ursus arctos* datés du début de l'Holocène ont été trouvés dans le nord de l'Algérie (AUBOIRE & GILLON, 1995 : 28 et 43). Les dates d'apparition successives de l'ours brun dans ces différentes parties du monde décrivent donc clairement un parcours depuis l'Extrême-Orient jusqu'à la pointe sud-ouest de l'Europe, puis de là au Maghreb.

Dans le même esprit, JOLEAUD (1927 : 67) se base sur la répartition géographique de l'ancienne population d'ursidés d'Afrique du Nord pour en déduire que l'ours brun maghrébin proviendrait d'Espagne. Il fait de plus remarquer que la majorité des formes de mammifères actuellement présentes au Maghreb affectent un cachet typiquement européen (*ibid.* : 93).

Il faut reconnaître que les résultats des fouilles plaident uniquement en faveur d'un passage des ancêtres des ours bruns maghrébins par le détroit de Gibraltar. A ce sujet, ALIMEN (*ibid.* : 431) estime possible l'existence

Source : MNHN

d'un isthme hispano-marocain à l'emplacement actuel de ce détroit. Il introduit pour cela l'idée qu'une déformation élastique de la croûte terrestre, résultant de la disparition de l'inlandis qui surchargeait, durant le Riss, le Nord de l'Europe, aurait permis une élévation non négligeable du fond de la Méditerranée (*ibid.* : 429). Il pense que même si cet isthme n'avait pas existé, le détroit de Gibraltar devait se présenter au Riss sous la forme d'un étroit chenal (*ibid.* : 431), dont les quelques kilomètres de large ne sauraient constituer *a priori* un obstacle infranchissable pour des mammifères (GERAADS, 1980 : 91 ; 1982 : 478). D'autant que l'ours brun aime l'eau et nage très bien : un grizzli a en effet été vu reliant à la nage deux îles distantes de 13 km (COUTURIER, *ibid.* : 443 et 446).

L'isthme de Suez

VAUFREY (1929 : 215) et ARAMBOURG (1932-1933 : 292-293) estiment que les ancêtres des ours bruns maghrébins seraient arrivés en Afrique par l'isthme de Suez. JOLEAUD (1935 : 80) admet également que des animaux eurasiatiques auraient pu pénétrer à diverses reprises en Afrique du Nord via l'Égypte. Après quoi, l'ampleur des sécheresses régnant sur le continent africain aurait soit entraîné leur extinction, soit réduit leur aire de répartition en les forçant à demeurer confinés dans les montagnes ou sur les plateaux partiellement boisés du Nord-Ouest Africain (JOLEAUD, *ibid.*).

En effet, durant le Pléistocène final et l'Holocène, le climat du Sahara varia (PETIT-MAIRE, SANLAVILLE & YAN, *ibid.*), et les conditions de vie le long des plaines côtières du nord de l'Égypte et de la Libye furent donc à plusieurs reprises optimales pour l'ours brun. Ainsi en fut-il durant le Pléistocène final, où les forêts de chênes et de cèdres qui s'étendirent le long de la côte méditerranéenne du Proche-Orient antérieurement à 14 000 BP (PONS ET QUEZEL, 1985) furent favorables à l'arrivée d'espèces eurasiatiques aux abords immédiats du delta du Nil. L'absence de populations humaines importantes, qui plus est encore assez peu efficaces à la chasse au début du Pléistocène supérieur (KLEIN, *ibid.* : 562), "nomades et limitées aux zones avec points d'eau, n'auraient pu empêcher les animaux de passer en contournant les mini-campements préhistoriques" (M.-F. BONIFAY, comm. pers.). Il est effectivement probable que l'ours brun vivait aussi en plaine avant que les altérations du climat ou la chasse effrénée qu'il ait à subir de la part de l'homme ne l'oblige à se retrancher dans les massifs montagneux forestiers (COUTURIER, *ibid.* : 399). Confirmant cette idée, des restes d'*Ursus arctos* associés à des formes de savane ont été retrouvés au Maroc (GERAADS, 1980 : 89).

L'étude de Biogéographie et Écologie historique précédemment menée ayant établi que l'ours brun fut trouvé à l'est immédiat du delta du Nil, amène à envisager l'isthme de Suez comme une voie de passage possible empruntée par cette espèce pour conquérir l'Afrique. Le delta du Nil n'aurait pu constituer un obstacle car il est aisément franchissable à sa pointe sud, zone de passage appelée pour cette raison "pont du Caire" (AYYAD & GHABBOUR, ibid. : 188). L'ours brun l'aurait emprunté, serait ensuite remonté vers le Nord et n'aurait plus eu qu'à longer les côtes méditerranéennes de l'Égypte et de la Libye pour gagner le Maghreb. L'absence de découverte d'ours fossiles le long des côtes précitées peut s'expliquer par le fait que très peu de fouilles paléontologiques et archéologiques y ont été entreprises (A. GAUTIER, comm. pers.). La documentation fossile est d'ailleurs incomplète dans ces pays ainsi qu'au Proche-Orient (GERAADS, *ibid.* : 90).

Le détroit de Bab el Mandeb

Il n'est pas à exclure que l'ours brun ait pu descendre vers le Sud le long de la vallée du Nil ou des montagnes de la mer Rouge après avoir passé l'isthme de Suez. Il n'est pas à exclure non plus qu'il ait pu progresser le long des montagnes de la côte ouest de la péninsule Arabique (Hedjaz et Asir) puis traverser le détroit de Bab el Mandeb (peut-être, au moment du passage, sous la forme d'un isthme) pour gagner l'Éthiopie (MANLIUS, *ibid.* : 198-200). Il est également possible qu'au même titre que les populations maghrébines, quelques-unes aient pu subsister durant la Préhistoire, voire les temps historiques, dans les montagnes de la mer Rouge, de la côte ouest de la péninsule Arabique, ou d'Éthiopie. Malheureusement, aucune fouille n'a livré de vestiges d'ours dans les régions précitées, aucune observation digne de foi n'y a été enregistrée, et aucune évidence circonstancielle (présence probable déduite à partir des répartitions actuelles ou passées) ne peut être alléguée.

Plusieurs vagues d'immigration ?

Les premiers ours immigrèrent d'Eurasie vers l'Afrique du Nord dès le Pliocène (GERAADS, 1997 : 155), puis évoluèrent sur place (BERNOUSSI, 1997 : 124-126). La phylogénie des ours nord-africains et leurs affinités avec l'ensemble eurasiatique restent encore énigmatiques (BERNOUSSI, *ibid.* : 124). Mais pour D. GERAADS (comm. pers.), "il est clair que les formes nord-africaines du Pléistocène moyen ne sont pas des ours bruns", et "de vrais ours bruns y seraient arrivés assez récemment (probablement durant le Pléistocène supérieur) avec quelques autres espèces eurasiatiques". Il n'y aurait donc pas une seule vague d'immigration d'ursidés d'Eurasie vers l'Afrique du Nord (GERAADS, 1980 : 76) mais au moins deux.

Source : MNHN

CONCLUSIONS

La répartition des industries lithiques acheuléennes dans le sud de l'Europe et les restes fossiles pléistocènes et holocènes d'ours bruns découverts dans la péninsule ibérique et au Maghreb plaident fortement en faveur de deux voies de passage possibles empruntées par cette espèce au Pléistocène supérieur pour conquérir l'Afrique, soit à la nage ou sur des radeaux, soit à pied sec. Ce sont l'hypothétique isthme siculo-tunisien et le détroit de Gibraltar (ou bien un isthme ayant existé à son emplacement). L'étude de Biogéographie et Écologie historique, en montrant une présence probable de l'ours brun au Sinaï durant les temps historiques, suggère une troisième voie de passage par l'isthme de Suez.

L'ours brun aurait disparu du Sinaï à cause des actions combinées du climat, qui aurait isolé et fragilisé ses populations, et de l'homme, qui les aurait chassées. Il faudrait entreprendre des fouilles paléontologiques d'envergures, qui jusqu'à présent ont fait défaut, le long des rivages méditerranéens de l'Égypte et de la Libye pour trouver les preuves ostéologiques d'une voie d'immigration par l'isthme de Suez. Un passage par cet isthme suivi d'une colonisation de l'est de l'Égypte, et/ou une quatrième voie de passage par le détroit de Bab el Mandeb (ou un isthme ayant existé à son emplacement) en direction des montagnes d'Éthiopie, sont des hypothèses séduisantes mais gratuites, car aucune information sérieuse ne les accrédite.

REMERCIEMENTS

Il faut rendre hommage à F. GROUT DE BEAUFORT (professeur au Muséum national d'histoire naturelle de Paris), mon regretté directeur de thèse, qui me faisait part de son point de vue quant aux immigrations terrestres peu de temps avant sa disparition, aussi soudaine qu'inattendue. Je remercie particulièrement M.-F. BONIFAY (chargée de recherches au Laboratoire d'Anthropologie et de Préhistoire des pays de la Méditerranée Occidentale) pour ses excellents conseils et ses corrections. Je remercie également A. GAUTIER (professeur à l'Université de Gand), S. GHABBOUR (professeur à l'Université du Caire) et F. MOUTOU (chercheur au Centre National d'Etudes Vétérinaires et Alimentaires), qui m'ont fait part de leurs points de vue perspicaces. Tous mes remerciements à D. GERAADS (Laboratoire d'Anthropologie du Musée de l'Homme), qui m'a fourni la documentation appropriée sur les restes fossiles d'Afrique du Nord, et m'a confié son point de vue quant aux populations d'ours nord-africains du Pléistocène. L. GRANJON et M. TRANIER (respectivement maître de conférences et professeur au Muséum national d'histoire naturelle de Paris) avaient préalablement lu et corrigé les premières épreuves. N. FITZPATRICK (professeur d'anglais à l'École de Chimie de l'École Normale Supérieure de Paris) m'a aidé à traduire le résumé et la version longue en anglais. Enfin, il ne faut pas oublier le travail critique des rapporteurs de la revue *Écologie*.

BIBLIOGRAPHIE

ALIMEN, M.-H., 1975.– Les "isthmes" hispano-marocains et siculo-tunisiens aux temps acheuléens. *L'Anthropologie*, 79 (3) : 399-436.

ALPIN, P., 1581-1584.– *Histoire Naturelle de l'Égypte. T. 2*. IFAO, Le Caire, 1980 : 265-583.

ANDERSON, E., 1984.– Who's who in the Pleistocene : a mammalian bestiary. *In :* MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (eds), *Quaternary extinctions : a prehistoric revolution*. University Arizona Press, Tucson : 40-89.

ARAMBOURG, C., 1932-1933.– Révision des Ours fossiles de l'Afrique du Nord. *Ann. Mus. natn. Hist. Nat. Marseille*, 25 (2) : 247-301.

ARAMBOURG, C., 1962.– *Les faunes mammalogiques du Pléistocène d'Afrique*. Fond Monod de la Bibliothèque centrale du Muséum national d'histoire naturelle de Paris : 12 p.

AUBOIRE, G. & GILLON, P., 1995.– Les ossements d'ours fossiles du Takouatz Guerrissène (Djurdjura, Algérie). *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 33 : 19-45.

AYYAD, M.A. & GHABBOUR, S.I., 1986.– Hot Desert of Egypt and the Sudan. *In :* EVERANI, M. & al. (ed), *Hot Desert and Arid Shrublands*. Elsevier, Amsterdam : 149-202.

BARRON, T., 1907.– *Topography and geology of the Peninsula of Sinai (Western portion)*. National printing Department, Le Caire : 241 p.

BENEDITE, G., 1918.– The Carnavon Ivory. *J. Egypt. Archaeol.*, 5 (1) : 1-15 ; (4) : 225-241.

BERNOUSSI, R., 1997.– *Contribution à l'étude paléontologique et observations archéozoologiques pour deux sites du Pléistocène Moyen du Maroc Atlantique : la Grotte à Hominidés de la Carrière Thomas 1 et la Grotte des Rhinocéros de la Carrière Oulad Hamida 1 (Casablanca, Maroc)*. Thèse de 3e cycle ès Sciences, Université de Bordeaux 1.

BLYTH, E., 1841.– Letter from… *Proc. Zool. Soc. London* : 63-65.

BONIFAY, M.-F., 1971.– Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. *Mém. Mus. natn. Hist. Nat. Paris*, série C, 21 (2) : 43-377.

BORCHARDT, L., 1913.– *Das Grabdenkmal des Königs S'ahu-ré. T. 2 : Die Wandbilder*. Hinrichs, Leipzig : viii + 196 p. + 74 pl.

BUFFON, G.L.L., Comte de, 1760.– *Histoire naturelle, générale et particulière avec la description du Cabinet du Roy, etc. Histoire Naturelle des animaux quadrupèdes. Mammifères. T. 8 (7)*. Imprimerie Royale, Paris : 402 p.

BURCHARDT, M., von, 1914.– Die Einnahme von Satuna'. *Zeitschrift für ägyptische Sprache und Altertumskunde*, 51 : 106-109.

BURCKHARDT, J.L., 1822.– *Travels in Syria and the Holy Land*. Murray, Londres : xxvi + 668 p.

BURTON, J.A. & PEARSON, B., 1987.– *Collins Guide to the Rare Mammals of the World*. Collins Sons & Cie, Glasgow : 240 p.

CABRERA, A., 1932.– Los mamiferos de Marruecos. *Trab. Mus. nac. Cienc. nat., Ser. Zool.*, 57 : 1-361.

CAPART, J., 1904.– *Les débuts de l'art en Égypte*. Vromant & Cie, Bruxelles : 316 p.

COUTURIER, M.A.J., 1954.– *L'Ours brun*. Chez l'auteur, Grenoble : 905 p.

DAVIES, N.M. & DAVIES, N. de GARIS, 1941.-Syrians in the tomb of Amunedjeh'. *J. Egypt. Archaeology*, 27 : 96-98.

DESMAREST, A.G., 1804.– *In* : Dictionnaire d'histoire naturelle, 24 (1ère éd.).

DORST J., 1978.– *Avant que nature meure. Pour une écologie politique*. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel & Paris : 554 p.

Source : MNHN

EGGEBRECHT, E. & EGGEBRECHT, A., 1987.– *Ägypten Aufsteig zur Weltmacht*. Mainz.

GARSTANG, J., 1901.– *El Arabah*. Quaritch, Londres. *BSAE*, 6 : viii + 50 p. + 40 pl.

GAUTIER, A., 1987.– Fishing, fowling and hunting in Late Palaeolithic times in the Nile Valley in Upper Egypt. *In :* COETZEE, J.A. (ed), *Palaeoecology of Africa and surrounding islands, 18*. Balkema, Rotterdam/Brookfield : 429-440.

GAUTIER, A., 1993.– Mammifères holocènes du Sahara d'après l'art rupestre et l'archéozoologie. *In :* L'arte e l'ambiente del Sahara preistorico : dati e interpretaz ioni. *Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturale e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano*, 26 (2) : 261-267.

GERAADS, D., 1980.– La faune des sites à "Homo erectus" des carrières Thomas (Casablanca, Maroc). *Quaternaria*, 22 : 65-94.

GERAADS, D., 1982.– Paléogéographie de l'Afrique du Nord depuis le Pliocène terminal d'après les grands mammifères. *Geobios*, mémoire spécial n° 6 : 473-481.

GERAADS, D., 1997.– Carnivores du Pléistocène terminal de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Geobios*, 30 (1) : 127-164.

GERVAIS, P., 1848.– Sur les animaux vertébrés de l'Algérie, envisagés sous le double rapport de la géographie zoologique et de la domestication. *Ann. Sc. Nat. Paris, Zool.*, 3 (10) : 202-208.

GOUDIE, A., 1992.– *Environmental Change*. Clarendon Press, Oxford : xx + 329 p (3e éd.).

GROUT de BEAUFORT, F., 1988.– *Écologie historique du loup* Canis lupus *L., 1758, en France*. Thèse de Doctorat d'Etat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 1104 p.

GSELL, S., 1913.– *Histoire ancienne de l'Afrique du Nord. T. 1 : Les Temps primitifs*. Paris : 544 p.

HALTENORTH, T. & DILLER, H., 1985.– Mammifères d'Afrique et de Madagascar. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel : 397 p.

HAMY, E.-T., 1885.– *Etude sur les peintures ethniques d'un tombeau thébain de la XVIIIe dynastie*. Leroux, Paris : 24 p.

HARPER, F., 1945.– *Extinct and Vanishing Mammals of the Old World*. Amer. Comm. for Int. Wild Life Prot., New York, numéro spécial n° 12 : xvi + 850 p.

HARRISON, D.L. & BATES, P.J.J., 1991.– *The Mammals of Arabia*. Harrison Zoological Museum, Sevenoaks : xvi + 354 p.

HATT, R.T., 1959.– The Mammals of Iraq. *Miscellaneous Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan*, 106 : 1-113.

HEMPRICH, F.W. & EHRENBERG, C.G., 1828.– *Symbolae physicae seu icones et descriptiones Mammalium. Decas 1*. C. D. Sherborn.

HERODOTE, d'Halicarnasse, -485 à -427.– *Histoires. Livres II*. Traduit par P.-E. Legrand et revus par J. Chamonard. Les Belles Lettres, Paris : dès 1963.

HUME, W.F., 1906.– *Topography and geology of the Peninsula of Sinai (South-eastern portion)*. National printing Department, Le Caire : 280 p.

JEANNIN, A., 1945.– *Les bêtes de chasse de l'Afrique française*. Payot, Paris : iv + 235 p.

JOLEAUD, L., 1927.– *Constantine et l'Algérie Orientale. Géographie physique, Géologie, Biogéographie*. Association française pour l'avancement des Sciences, XIVe session : 136 p.

JOLEAUD, L., 1935.– Les Ruminants Cervicornes d'Afrique. *Mém. Inst. d'Égypte*, 27 : 1-85.

KEIMER, L., 1943.– La représentation d'une Antilope chevaline sur un bas-relief de Saqqarah. *Bull. Inst. d'Égypte*, 25 : 101-128.

KEIMER, L., 1955.– Interprétation de plusieurs passages contenus dans les "Histoires d'Hérodotes". *Bull. Inst. d'Égypte*, 36 : 455-476.

KEIMER, L., 1956.– Altägyptische, griechich-römische und byzantinisch-koptische Darstellung Des syrischen Bären. *Archiv für Orientforschung*, XVII (2) : 336-346.

KLEIN, R.G., 1984.– Mammalian extinctions and Stone Age people in Africa. *In :* MARTIN, P.S. & KLEIN, R.G. (eds), *Quaternary extinctions : a prehistoric revolution*. University Arizona Press, Tucson : 553-573.

KOWALSKI, K. & RZEBIK-KOWALSKA, B., 1991.– *Mammals of Algeria*. Ossolineum, Varsovie : 370 p.

KUMERLOEVE, H., 1976.– Die Säugetiere (Mammalia) der Türkei. *Veröff. Zool. Staatssamml. München*, 18 : 69-158.

LATASTE, F., 1885.– *Etude de la faune des vertébrés de Barbarie (Algérie, Tunisie et Maroc). Catalogue provisoire des mammifères apélagiques sauvages*. Durand, Bordeaux : 177 p.

LINNE, C. von, 1758.– *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. T. 1*. Salvii, Stockholm : 824 p. (10e éd.).

LYDEKKER, R., 1911.– *Guide to the Exhibition of Animals, Plants and Minerals mentioned in the Bible. I : Animals*. Trustees of British Museum (Natural History), Londres, special guide n° 5 : vii + 78 p (2e éd.).

MANLIUS, N., 1996.– *Biogéographie et écologie historique de quelques grands mammifères terrestres et sauvages en Égypte, depuis le Pléistocène final jusqu'à nos jours*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'histoire naturelle de Paris : 364 p.

MIDANT-REYNES, B., 1992.– *Préhistoire de l'Égypte. Des premiers hommes aux premiers pharaons*. Armand Colin, Paris : 288 p.

MORGAN, J. de, 1896.– *Recherche sur les origines de l'Égypte. Vol. 1 : L'âge de la pierre et des métaux*. Leroux, Paris : 282 p.

MORGAN, J. de, 1897.– *Recherche sur les origines de l'Égypte. Vol. 2 : Ethnographie préhistorique et tombeau royal de Négadah*. Leroux, Paris.

MÜLLER, W.M., 1906.– *Egyptological Researches Results of a Journey in 1904. I : The 'first' bilingual decree of Philae*. Carnegie Institution, Washington, 53 : 62 p., 106 pl.

NEUMANN, K., 1993.– Holocene prehistoric economies in the Eastern Sahara and their impact on vegetation. *In :* THORWEIHE, U. & SCHANDELMEIER, H. (eds), *Geoscientific Research in Northeast Africa*. Balkema, Rotterdam & Brookfield : 609-611.

NEWBY, J.E., 1984.– Large Mammals. *In :* CLOUDSLEY-THOMPSON, J.L. (ed), *Sahara Desert*. Pergamon Press & UICN, Oxford-New York-Toronto-Sydney-Paris-Francfort : x + 384 p.

OSBORN, D.J. & HELMY, I., 1980.– The contemporary Land Mammals of Egypt (Including Sinai). *Fieldiana Zool.*, numéro special n° 5 : xix + 579 p.

OSBORN, D.J. & OSBORNOVÁ, J., 1998.– *The Mammals of Ancient Egypt*. Aris & Phillips, Warminster : x + 213 p.

OSTI, F, 1997.– Present status of the Brown bear (*Ursus arctos* L.) population in Trentino (Italy). *Suppl. Ric. Biol. Selvaggina*, 27 : 667-672.

PETIT-MAIRE, N., 1989.– L'anthropoclimatologie : du passé à l'avenir de l'Homme. *Bull. Soc. préhist. fr.*, 10 (12) : 380-383.

PETIT-MAIRE, N., SANLAVILLE, P. & YAN, Z., 1995.– Oscillation de la limite nord du domaine des moussons africaine, indienne, et asiatique, au cours du dernier cycle climatique. *Bull. Soc. géol. France*, 166 (2) : 213-220.

PETRIE, W.M. FLINDERS, 1896.– *Koptos*. Quaritch, Londres : iv + 38 p. + 28 pl.

PLINE L'ANCIEN, 77.– *Histoire naturelle. Livre VIII : Animaux terrestres*. Traduit et commenté par A. Ernout. Les Belles

Source : MNHN

Lettres, Paris, 1952 : 182 p.
POCKOCKE, R., 1772.– *Voyages en Orient, dans l'Égypte, l'Arabie, la Palestine, etc. T. 2*. Costard, Paris : 500 p.
PONS, A. & QUEZEL, P., 1985.– The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean region. *In :* GOMEZ-CAMPO, C. (ed), *Plant conservation area, 7*. Junk, Dordrecht : 25-43.
SCHINZ, H.R., 1844.– *Systematisches Verzeichnis aller bisjetzt bekannten Säugethiere oder Synopsis Mammalium. T. 1*. Solothurn, Jent & Gassmann : xvi + 588 + 48 p.
SHAW, T., 1738.– *Travels, or observations relating to several parts of Barbary and the Levant*. Imprimerie au Théâtre, Oxford : xv + 442 p.
SHEAIL, J., 1980.– *Historical Ecology : The Documentary Evidence*. Cambridge Institute of Terrestrial Ecology : 21 p.
SMITH, R., 1880.– Aus einem Briefe des Herrn Prof. W. Robertson Smith und Prof. Nooeldeke. *Zeitschr. der Deutsch. Morganlaend. Gessellsch.*, 24.
SPINAGE, C.A., 1968.– *The Book of the Giraffe*. Collins, Londres : 191 p.
STEELE, R.C. & WELCH, R.C., 1973.– *Monks wood. A nature reserve record*. London Nature Conservancy : 337 p.
TABERLET, P., CAMARRA, J.-J., GRIFFIN, S., UHRES, E., HANOTTE, O., WAITS, L.P., DUBOIS-PAGANON, C., BURKE, T. & BOUVET, J., 1997.– Noninvasive genetic tracking of the endangered Pyrenean brown bear population. *Molecular Ecology*, 6 : 869-876.
TALBOT, L.M., 1960.– A look at threatened species : a report on some animals of the Middle East and southern Asia which are threatened with extermination. *Oryx*, 5 (4-5) : 153-293.
TCHERNOV, E., 1988.– The biogeographical history of the southern Levant. *In :* YOM-TOV, Y. & TCHERNOV, E. (eds), *The Zoogeography of Israel. The Distribution and Abundance at a Zoogeographical Crossroad*. Junk, Dordrecht : 159-250.
THEVENOT, J., 1665.– *Relation d'un voyage fait au Levant, dans laquelle il est curieusement traité, etc*. Jolly, Paris : 576 p.
THIEDE, J., 1978.– A Glacial Mediterranean. *Nature*, 276 (5689) : 680-683.
THOME, G. & THOME, H., 1985.– *Les mammifères sauvages du Liban*. Université du Liban, Beyrouth : 189 p.
VANDIER D'ABBADIE, J., 1937.– *Catalogue des Ostraca figurés de Deir el Médineh (n° 2001 à 2255). Document de fouilles publiés par les membres de l'IFAO, T. 1 (1) 4*. IFAO, Le Caire : viii + 52 p. + 36 pl.
VAUFREY, R., 1929.– Les éléphants nains des îles méditerranéennes et la question des isthmes pléistocènes. *Archives de l'IPH.*, 6 : 1-220.
VAUFREY, R., 1955.– Préhistoire de l'Afrique. T. 1 : Le Maghreb. *Publication de l'Institut des Hautes Etudes de Tunis*. Masson & C^{ie}, Paris : 458 p.
VIREY, P., 1889.– *Le tombeau de Rekhmara, préfet de Thèbes sous la XVIII^{e} dynastie*. Leroux, Paris : 194 p.
YALDEN, D.W., LARGEN, M.J. & KOCK, D., 1980.– Catalogue of the Mammals of Ethiopia. Vol. 5 : Carnivora. *Monitore zool. Ital.*, 13 (8) : 169-272.
YOM-TOV, Y. & MENDELSSOHN, H., 1988.– Changes in the distribution and abundance of vertebrates in Israel during the 20th century. *In :* YOM-TOV, Y. & TCHERNOV, E. (eds), *The Zoogeography of Israel. The Distribution and Abundance at a Zoogeographical Crossroad*. Junk, Dordrecht : 515-547.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Initially, the study aimed to comply information relative to the presence of the brown bear, *Ursus arctos* L., 1758, in Egypt from the Late Pleistocene to nowadays. Information came from paleontological digs, archeological remains and stories told by travellers who had crossed Egypt from the time of Antiquity onwards. Collection of this information was effectuated in specialised Parisian libraries. The information was largely interpreted from the existing knowledge of the ecology of the brown bear, enabling us to establish a map of the repartition areas of this species in Egypt as a function of time. Such a study can, therefore, fall under the following heading - *historical ecology and biogeography.*

Seventeen animal representations dating from the Predynastic and the pharaonic'epoch and attributed to the brown bear were listed; each one represented by a figure. Eye witness accounts of travellers attesting to the presence of the brown bear in Egypt were analysed by not only taking into account the biology of the species and the biotope, but also cultural or even linguistic criteria. As a conclusion, the presence of the brown bear in the Sinai during the historical time appears to be highly probable. The area repartition map of the North East of Egypt suggests, in fact, the presence of this species in the two thirds south of the Sinai torwards the end of pharaonic'epoch and perhaps the existence of a similar population in the mountainous regions of the south of this peninsula up until XVIth century.

This conclusion allow us to suggest new arguments in the hope of clarifying the immigration of this species between Eurasia and Africa.

Initially, we examined the supposed presence of the brown bear in Africa, in the Middle East during the historical time - the case of Egypt and the Syria-Palestine, of Ethiopia, of Saudi Arabia - and finally in North Africa. The four immigratory paths which this species could have taken to penetrate Africa and colonise North Africa during the Late Pleistocene were then examined in more detail - the siculo-tunisian isthmus, the straights of Gibraltar, the Suez isthmus, and the straights of Bab el Mandeb. The passage by the first two paths has been confirmed by the distribution of lithic industry and the discovery of fossil remains. No fossil remains have been discovered along the Suez isthmus path, although, this absence could be explained by the lack of paleontological digs along the African coasts of Egypt and Libya. The fact that we concluded previously that the presence of the brown bear in the Sinai is likely favourably supports the hypothesis of this last path.

This example shows that historical ecology and biogeography can bring precious information and, indeed, possible hypothesis for reflection, for species immigration problems.

Source : MNHN

Source : MNHN

RÉSUMÉS DE THÈSES

Bernard SMOLIKOWSKI.– ***Gestion de l'eau en milieu cultivé sahélien de montagne (Cap Vert). Conséquences sur le ruissellement, l'érosion et la phytomasse.*** **Thèse de Doctorat d'écologie tropicale présentée à l'Université des Sciences Paul Sabatier (Toulouse III), soutenue le 16 décembre 1997. Jury : L. LABROUE, président ; J.-C. OLIVRY, rapporteur ; J.-C. REMY, rapporteur ; J.-C. REVEL, rapporteur ; F. MARAUX, H. PUIG, E. ROOSE, examinateurs.**

Dans les zones semi-arides du Cap Vert, les agents naturels dégradants sont particulièrement actifs : pluies agressives, faible humidité du sol, vents, températures élevées, relief accidenté. Pour maintenir une certaine productivité de leur agriculture pluviale, les paysans adoptent fréquemment des stratégies traditionnelles de gestion des ressources naturelles, au prix d'une importante dégradation. Certaines voies d'évolution sont inquiétantes et risquent d'aboutir à terme à des ruptures, surtout si ces ressources disponibles se détériorent de façon irréversible : perte de biomasse et de biodiversité, érosion sélective des nutriments, réduction importante des ressources en eau.

Les références et les résultats spécifiques aux conditions "atypiques" de ce pays sahélien très montagneux sont pratiquement inexistants dans ces zones. De même, les nombreuses actions de conservation de l'eau et des sols (CES), qui ne prenaient en compte que le seul critère de pente pour lutter contre la dégradation, en accordant la priorité à des équipements structurants fort coûteux (murettes en pierre, micro-barrages, fossés, etc.), n'ont pas donné de bons résultats.

Depuis 1993, un programme agronomique se développe sur l'île de Santiago dans une région semi-aride aux versants raides sujets à d'importants processus de dégradation liés au ruissellement de surface malgré des pratiques culturales de type minimum tillage. Ce programme vise à fournir des éléments de décision pour une meilleure gestion agricole de l'eau en testant des techniques adaptées, permettant de réduire le ruissellement de surface et d'améliorer l'infiltration des eaux de pluie pour l'alimentation hydrique des plantes.

S'agissant de l'amélioration des systèmes de production paysans et de la gestion des ressources naturelles, la principale difficulté est d'appréhender la diversité du milieu naturel et humain, les différentes échelles de paysage et la complexité des processus.

Un dispositif en milieu réel, combinant plusieurs échelles spatiales et temporelles d'observation emboîtées, de la surface élémentaire à la parcelle de culture permet :

1) d'étudier, en mode synchronique ou diachronique, la variabilité spatiale des processus d'infiltration et de ruissellement le long de la toposéquence d'un versant représentatif des sols d'Orgaos à régosols et sols isohumiques de fortes pentes entre 20 et 50 %), de hiérarchiser les différents facteurs biophysiques qui influencent la genèse du ruissellement, puis de rechercher les fonctions élémentaires du ruissellement pour le modéliser ;

2) de mettre en œuvre des méthodes d'étude aptes à mesurer les performances d'un paillage léger de résidus de culture à raison de 1 500 kg MS/ha et/ou de la haie vive isohypse constituée par l'association d'arbustes (*Leucaena leucocephala*) et de graminées (*Pennisetum purpureum*, *Vetiveria* et *Digitaria horizontalis*) sur le ruissellement, l'érosion et la production de phytomasse.

3) de faire des recommandations générales pour une meilleure gestion des ressources naturelles en tenant compte des stratégies paysannes et des conditions socio-économiques de la zone de l'étude.

I) Évaluation de la capacité d'infiltration et le comportement hydrodynamique des sols

Bien qu'il existe une variabilité de l'aptitude des sols au ruissellement, ces sols présentent une assez bonne capacité d'infiltration. Celle-ci s'améliore nettement lorsque la pente augmente : sous une pluie simulée de 60 mm/h pendant une heure et en condition sèche, la vitesse d'infiltration stabilisée varie de 26 mm/h sur les sols isohumiques des versants à pente faible, à 47 mm/h environ sur les régosols des fortes pentes. En condition humide, ces vitesses sont beaucoup plus faibles : 17 mm/h contre 30 mm/h. Les différentes conditions de genèse du ruissellement rencontrées s'expliquent autant par l'état d'humectation préalable des sols que par la variabilité spatiale des états de surface liée à un éventail granulométrique important de l'horizon supérieur. Ces deux facteurs sont très dépendants des différents types de sols rencontrés.

II) Analyse des facteurs de ruissellement des sols cultivés sous pluies simulées

L'ensemble des résultats obtenus sous simulation de pluie permettent de confirmer que le ruissellement prend naissance à tous les niveaux de la toposéquence du versant, mais l'intensité du phénomène est en étroite relation avec l'organisation édologique, elle-même en relation avec la pente. L'évolution du couvert végétal influence peu l'aptitude du sol au ruissellement, excepté lorsque le recouvrement de cette couverture érigée dépasse un certain seuil (45 à 50 %).

Les modèles linéaires simples de détermination des lames ruisselées permettent d'estimer avec suffisamment de précision les lames d'eau ruisselées sur les sols d'Orgaos. Ils sont cependant très restrictifs et s'adaptent mal aux sols peu ruisselants. Un modèle empirique linéaire multiple s'est révélé particulièrement bien adapté, mais il est néanmoins élaboré sans l'utilisation de l'indice d'antériorité des pluies jugé peu opérationnel dans ce cas. Les variables explicatives retenues pour la détermination de ce modèle, supposées être indépendantes et présenter une distribution normale, sont la lame d'eau précipitée, la surface au sol fermée potentiellement ruisselante (pellicule de battance ou croûte de sédimentation), la surface au sol couverte par le paillage et le couvert végétal. Certains paramètres comme la rugiosité ou le déficit de saturation sont peu explicatifs de l'ensemble des résultats du fait de leur faible variabilité dans notre échantillon et de leur redondance avec la surface au sol fermée.

Source : MNHN

Si le simulateur ORSTOM donne des résultats bien représentatifs des comportements naturels qui peuvent être utilisés dans l'optique d'une modélisation des lames ruisselées destinée à alimenter un modèle de bilan hydrique, son utilisation est cependant très limitée au Cap Vert du fait des fortes pentes. L'emploi d'un irrigateur manuel à rampe sur les fortes pentes permet de restituer l'influence des paramètres des états de surface du sol, et de déterminer à l'échelle du m^2 les facteurs hydrologiques de l'ensemble des situations de l'île, en précisant dans l'espace le bilan hydrologique.

III) Influence des techniques d'amélioration sur le ruissellement, l'érosion, la teneur en eau du sol et la production de biomasse

Sous pluies naturelles, et malgré une agressivité des pluies calculée supérieure à celles observées dans la région du Sahel, les sols d'Orgaos sont peu érodibles et les pertes en terre observées (environ 16 t/ha/an) diffèrent peu de celles obtenues dans d'autres pays sahéliens, mais restent supérieures au seuil de tolérance de 12 t/ha/an. Sur le témoin régional, on note une importance relative de l'érosion mécanique sèche, due aux passages et travaux des hommes, en comparaison avec l'érosion hydrique. Sur la période de l'étude cette érosion anthropique a représenté entre 15 et 20 % de l'érosion totale annuelle.

D'autre part, bien qu'une faible quantité de résidus ait été utilisée, le rôle fondamental d'une couverture morte sur la conservation des états de surface est mis en évidence et ce, même sur des sols à forte pente et pour de fortes intensités pluviométriques (de 45 à 60 mm/h). La technique du paillage sous pluies naturelles comme sous pluies simulées permet une réduction importante du ruissellement (de 3 à 10 fois) et de l'érosion (de 5 à 15 fois), et ce quelle que soit l'échelle d'observation utilisée. cette réduction varie suivant le type de sol. Elle est maximale lorsque cette technique est associée avec celle de la haie vive : le filtre ainsi créé brise l'énergie du ruissellement concentré, né au niveau du talus de la haie vive, et provoque une atterrissement qui permet un reprofilage de la pente, élément non négligeable à terme favorisant la formation d'un sol vrai, la diminution de l'énergie du ruissellement, l'amélioration de l'infiltration et le dépôt de sédiments en améliorant la fertilité.

L'érosion modélisée à partir de l'équation USLE de Wischmeier et Smith permet de mesurer les risques d'érosion ou de prévoir les pertes en terre mais ne s'applique qu'à des pentes supérieures à 45 %.

D'autre part, le paillage entraîne un meilleur stockage des eaux pluviales dans le sol (environ 5 à 10 %) en année humide à forts ruissellements. Ce caractère est peu marqué en année plus sèche. Ce supplément d'eau disponible n'est pas pleinement valorisé par les cultures mais stimule la prolifération des adventices, ce qui, bien que ces adventices soient considérées par les agriculteurs comme une production de fourrage complémentaire, réduit cet avantage pour la production de grain. Néanmoins, la technique du paillage associée à celle de la haie vive donne les rendements en phytomasse totale les plus élevés (de 30 à 40 % supérieurs comparativement au témoin).

IV) Conclusions

Cette étude permet de conclure que c'est d'abord sur les zones à faible pente qu'il faut améliorer l'infiltration (cloisonnement, travail plus grossier et profond du sol, matière organique/mulch, reforestation) et sur les versants raides qu'il faut briser l'énergie du ruissellement. Elle souligne l'influence du paillage à faible dose sur les paramètres hydrologiques et sur la production de phytomasse, mais a montré les limites de son utilisation dans les zones semi-arides. Pour être adoptée, cette technique doit d'abord être raisonnée en fonction des critères pédo-climatiques et s'adapter aux conditions socio-économiques et aux stratégies des producteurs.

Le référentiel technique demande à être approfondi dans certains domaines comme la relation entre le niveau de résidus utilisés et ses effets sur le ruissellement et l'érosion. De même la dynamique de l'eau sur les micro-bassins versants (km^2) et l'évolution de la fertilité des sols doivent être explorées.

Cette étude constitue un référentiel de connaissances ou d'outils permettant d'élaborer un zonage des potentialités hydrologiques et agronomiques de la région et de raisonner les effets de riques au ruissellement et à l'érosion pour aider à la formation de stratégies d'aménagement pour le développement agricole.

Anya COCKLE.– Modalités de dissémination et d'établissement de lianes de sous-bois (Cyclanthaceae et Philodendron) en forêt guyanaise. Thèse de doctorat présentée à l'Université Pierre & Marie Curie Paris VI, spécialité Écologie, soutenue le 19 septembre 1997. Jury : R. Barbault, président; M. Belin, rapporteur; S. Mori, rapporteur; J.-M. Guehl, P. Charles-Dominique, P. Blanc, examinateurs

Le recrutement des lianes à racines adventives, en particulier des genres *Evodianthus*, *Asplundia*, *Thoracocarpus* (Cyclanthacées) et *Philodendron* (Aracées), a été étudié dans le sous-bois d'une forêt tropicale de basse altitude de Guyane française, le long d'un gradient topographique. Le disséminateur principal est la chauve-souris *Rhinophylla pumilio*, pour laquelle ces plantes constituent 57 % du régime alimentaire en forêt primaire. La distance de dissémination est de l'ordre de 100 m, et peut dépasser 300 m. La pluie de graines des espèces chiroptérochores (Cyclanthacées et Aracées) s'élève à 1026 graines/m^2/an, dont 578 gr/m^2/an pour *Evodianthus funifer*. Environ dix fois plus de graines sont disséminées en vallée qu'en crête. La prédation post-disséminatoire des graines est de 20-30 % pour *Evodianthus*, *Asplundia* et les Philodendron (*Pteromischum*), de 30-40 % pour *Thoracocarpus* et supérieure à 90 % pour certains autres Philodendron à graines ovales. Les sites d'établissement sont inclinés, dépourvus de litière et surélevés à faible hauteur au-dessus du sol (bases de troncs). La survie annuelle moyenne des plantules est de 53 % pour les Cyclanthacées et de 60 % pour les Philodendron (*Pteromischum*) en vallée, mais seulement de l'ordre de 20 % en crête. La croissance des plantules est très lente dans l'ensemble mais aussi très variable (moins d'une feuille par an en moyenne). Les meilleures conditions de croissance et de survie des plantules se trouvent sur les bases des troncs et sur le gros bois mort, à moins d'1 m au-dessus du sol. La hauteur d'établissement des plantules sur les troncs est significativement corrélée au pouvoir évaporant de l'air sur le site. Les gradients microclimatiques d'humidité et d'évaporation semblent être les principaux déterminants de l'abaissement de la limite supérieure d'établissement constaté en situation de crête par rapport à la vallée.

Dans l'ensemble, il apparaît que les différences topographiques du recrutement sont déterminées principalement par le microclimat (pouvoir évaporant de l'air, humidité relative) et secondairement par le comportement des chauves-souris qui disséminent prioritairement les graines sur les zones où les plantes fertiles sont les plus fréquentes, le long des vallées.

Source : MNHN

ANALYSES D'OUVRAGES

VERNADSKY, V.I.– *Biosfera* (en russe). Nauchnoe Khimikoteknicheskoe Izdatelstvo, Leningrad. 146 pages, 1926.

VERNADSKY, V.I.– *La Biosphère.* Traduction revue de l'édition russe de 1926, par l'auteur. Félix Alcan, Paris. xii+232 pages, 1929.

VERNADSKY, V.I.– *The Biosphere*. Abridged version of 1929 french edition. Preface by E. Shepelev. Synergetic Press, London. vi+82 pages. ISBN 0-907791-11-5 (broché), 1986.

VERNADSKY, V.I.– *Nauchnaya mysl' kak planetnoye yavlenie* [Scientific thought as a planetary phenomenon] (in Russian). Preface by A.L. Yanshin and F.T. Yanshina. Nauka, Moscow. 271 pages. ISBN 5-02-003505-X (relié), 1991.

VERNADSKY, V.I.– *La Biosphère.* Réédition de l'édition française de 1929. Préface de J.-P. Deléage. Diderot, Paris. 284 pages. ISBN 2-84134-041-4 (broché), 1997.

VERNADSKY, V.I.– *The Biosphere.* Translation from the russian editions (1926, 1960, 1967) by D.B. Langmuir. Foreword by L. Margulis et al. Introduction by J. Grinevald. A Peter N. Nevraumont Book, Copernicus/Springer-Verlag, New York. 192 pages. ISBN 0-387-98268-X (relié), 1997.

VERNADSKY, V.I.– *La Biosfera.* Traducción de M.V. López Paños y L. Gutiérrez Andrés. Introducción de R. Margalef. Fundación Argentaria - Visor Dis., Madrid. 218 pages. ISBN 84-7774-979-5 (broché), 1997.

VERNADSKY, V.I.– *Scientific thought as a planetary phenomenon*. Translation from 1991 russian edition by B.A. Starostin. Preface by A.L. Yanshin and F.T. Yanshina. Nongovernmental Ecological V.I. Vernadsky Foundation, Moscow. 265 pages. ISBN 5-7963-0001-6 (relié), 1997.

VERNADSKY, V.I.– *Der Mensch in der Biosphäre : zur Naturgeschichte der Vernunft.* / Das wissenschaftliche Denken als planetare Erscheinung. Traduction des éditions russes de 1988 et 1991 par F. Eder et P. Krüger. Introductions de W. Hofkirchner et R. Löther, et de P. Krüger. Peter Lang, Frankfurt am Main. 250 pages. ISBN 3-631-49084-4 (broché), 1997.

Dans cette liste sont reportées différentes éditions fondamentaux de deux des ouvrages de Vladimir Ivanovitch VERNADSKY (1863-1945) où il développe ses concepts novateurs : la Biosphère et la Pensée scientifique comme phénomène planétaire (la Noosphère).

Le concept de biosphère a été émis par LAMARCK en 1802 (*Hydrogéologie*) et défini par SUESS en 1875 (*Die Entschung der Alpen*) comme une "enveloppe particulière de l'écorce terrestre, enveloppe pénétrée de vie" (VERNADSKY, 1929, p. 93) et développé par VERNADSKY dans ses ouvrages de 1926 et 1929. Selon lui (VERNADSKY, 1929), "La biosphère peut (…) être considérée comme une région de l'écorce terrestre, occupée par des transformations qui changent les rayonnements cosmiques en énergie terrestre active…", tout particulièrement "les rayons du Soleil qui déterminent les traits principaux du mécanisme de la biosphère" (pp. 12-13), dont la création de la matière vivante ; ainsi, "l'importance de la chaleur solaire radiante pour l'existence de la vie est claire et incontestable" (p. 16).

La première édition de l'ouvrage, *La Biosphère*, parait en russe, à Léningrad en 1926. L'auteur la traduit en français, la refond en partie et la publie à Paris en 1929. Dans sa préface il souligne que ce livre "fait suite à [son] essai sur *La Géochimie*" (1924, Alcan, Paris ; le concept de biosphère y est déjà signalé), ouvrage où l'on trouvera, selon l'auteur, les indications bibliographiques correspondant. Dans l'édition française, l'auteur inclut en appendice sa communication de 1928 faite à la Société des Naturalistes de Léningrad, *L'évolution des espèces et la matière vivante* (pp. 203-230), qui complète ses idées sur la biosphère. Cette édition française a été rééditée, à Paris, en 1997, avec une préface et des notes de Jean-Paul DELÉAGE, *Vladimir Vernadsky, penseur de la Biosphère* (pp. 1-39 ; 279-282). DELÉAGE examine la vie et l'oeuvre de VERNADSKY en tant que géochimiste et biosphérologiste (cf. GUEGAMIAN, 1980, *On V.I.Vernadsky biospherology* (en russe), *Zh. Obshch. Biol.*, 41, 581-595) et analyse et compare la théorie vernadskienne de la Biosphère avec l'hypothèse Gaïa (la Terre en tant qu'être vivant) de LOVELOCK (1979, *Gaia : A New Look at Life on Earth*, Oxford University Press, Oxford).

En Union Soviétique, l'édition en russe a été publiée ultérieurement au moins quatre fois, et dans les Oeuvres Choisies de V.I.VERNADSKY (Académie des Sciences de l'URSS, Moscou, 1960), et chez Mysl' à Moscou (1967). Elle a aussi été publiée à Belgrade en 1960 (GRINEVALD, 1997, *Cronología bio-bibliográfica de V.I. Vernadsky*, dans l'édition espagnole, La Biosfera).

En Occident, outre la réédition française de 1997, une édition abrégée de l'édition de 1929, en anglais, *The Biosphere*, a été publiée en 1986, avec une préface du Professeur Evgenii SHEPELEV de l'Institut des Problèmes Biomédicaux de Moscou (pp. 1-4), où il relève l'importance de la théorie de la biosphère dans l'étude du problème de la protection de l'environnement. Basée sur cette édition de 1986, une traduction en italien a vue jour en 1993 (*La Biosfera*, Red Edizioni, Como, Italie) avec une introduction par Jacques GRINEVALD (1997, op. cit.).

En 1997, deux autres traductions ont été publiées, une en espagnol, à partir de l'édition française, *La Biosfera*, et l'autre en anglais, à partir des éditions russes, *The Biosphere*. L'introduction à l'édition espagnole est de Ramón MARGALEF (pp. 9-18). Introduction assez critique en ce qui concerne certaines données par rapport à des valeurs actuelles. Néanmoins, "su texto contiene… intuiciones profundas" et "algunas de sus afirmaciones estimulan y merecen una breve reflexión : ve en la vida la unidad funcional y la capacidad reproductora, con una relación de dependencia respecto de la corteza terrestre". En son temps, la

Source : MNHN

vision du globe terrestre, en tant qu'unité fonctionnelle, était une idée novatrice mais avec de rares répercussions, même dans le milieu scientifique. Toutefois, cette idée s'est imposée à la suite du progrès des recherches aérospatiales et de l'acuité accrue des problèmes envinonnementaux, devenant ainsi une question d'actualité. L'introduction est suivie d'une *Cronología bio-bibliográfica de V.I. Vernadsky*, de Jacques GRINEVALD (pp. 19-41) Comme dans l'édition française, on trouve en appendice, *La evolución de las especies y la materia viva* (pp.183-202). Le livre se termine par la traduction espagnole de l'article parue en 1945 dans la revue *American Scientist* (vol. 33, pp. 1-12), *La Biosfera y la Noosfera* (pp.203-218).

L'avant-propos de l'édition américaine (pp. 14-19) a été rédigé par un groupe international de scientifiques : Lynn MARGULIS, Mauro CERUTI, Stjepko GOLUBIC, Ricardo GUERRERO, Nubuo IKEDA, Natsuki IKEZAWA, Wolfgang E. KRUMBEIN, Andrei LAPO, Antonio LAZCANO, David SUZUKI, Crispin TICKELL, Malcolm WALTER et Peter WESTBROEK. Ils passent en revue rapidement la vie et l'œuvre de VERNADSKY mettant en évidence les traits primordiaux du concept de "biosphère" de l'auteur et son originalité : "1. Life occurs on a spherical planet... 2. Life makes geology... 3. The planetary influence of living matter becomes more extensive with time..." Dans sa préface le traducteur, D.B. LANGMUIR, signale que "*the revision presented... is a rather drastic one, in which the sequence of ideas in sentences and paragraphs has been rearranged in the interests of compactness and logical flow*". Selon lui, cette "rearranged version" préserve consciencieusement la pensée de VERNADSKY, ce qui est corroboré par la lecture comparative avec les versions originales. Le texte est accompagné d'une profusion de notes explicatives de la structure des arguments de VERNADSKY, dues à M.A.S. MCMENAMIN. L'introduction, *The Invisibility of the Vernadskian Revolution* (pp. 20-32), est de Jacques GRINEVALD. Ainsi, "*the invisibility of the Vernadskian revolution is part of the cultural history of ideas*". Le concept de biosphère a été interprété de différentes façons, s'éloignant fondamentalement de la notion de VERNADSKY quand il se refère exclusivement à l'ensemble des êtres vivants en ignorant les influences réciproques entre ceux-là et les composantes géochimiques de la planète. Deux appendices terminent l'ouvrage : I. *Vladimir Ivanovich Vernadsky (1863-1945) : A Biographical Chronology* (pp.151-158) de Jacques GRINEVALD ; et II. *Vernadsky's Publications in English* (p. 159) de A.V. Lapo.

Le concept de Noosphère (du grec : *νοοζ* = esprit + *σφαιρα* = sphère), comme "la phase par laquelle la biosphère est en train de passer, du point de vue géologique", a été introduit en 1922 par le mathématicien Edouard Le Roy, et professé dans ses leçons au Collège de France en 1925-1926 (LE ROY, 1927, *L'Éxigence idéaliste et le fait de l'évolution*, Boivin, Paris), d'après ses discussions et sa collaboration avec le paléontologue Pierre Teilhard de CHARDIN (VERNADSKY, 1945, *The Biosphere and the Noösphere, American Scientist*, vol. 33, pp. 1-12 ; publié sous les auspices de l'écologiste américain G.E. HUTCHINSON).

De ses échanges de vue avec Le Roy et Teilhard de CHARDIN, VERNADSKY, pendant son séjour à Paris, à la Sorbonne et au Muséum National d'Histoire Naturelle (1922-1926), adopte et développe le concept de noosphère, suite logique de celui de biosphère : "la Noosphère succédant à la Biosphère" (LE ROY, 1927, *op. cit.*). Ainsi, en 1938 il rédige l'ouvrage *La Pensée scientifique comme phénomène planétaire* (en russe), publié seulement pour la première fois, sous forme abrégée, en 1977 (GRINEVALD, 1997, *op. cit.*). L'oeuvre, presque complète, a été publiée ultérieurement, en 1988, dans la collection *Pensées philosophiques d'un naturaliste* (en russe, Nauka, Moscou) et comme livre indépendant en 1991, bien que l'édition réellement conforme à la version originale de l'auteur ne soit apparue qu'en 1997 (GUEGAMIAN, comm. pers.). Auparavant, en 1995, une édition en italien a vu le jour sous le titre, *Pensieri filosofici di un naturalista* (Teknos Edizioni, Roma). Dans la préface de l'édition de 1991 (pp. 3-12), l'académicien A.L. YANSHIN et F.T. YANSHINA analysent la vie et l'œuvre de VERNADSKY et font référence aux célébrations du 125e anniversaire de sa naissance.

Ces mêmes auteurs rédigent la préface (pp. 6-20) de la traduction anglaise, publiée par la Fondation VERNADSKY en 1997. Ils y font référence à l'importance scientifique internationale de la pensée vernadskienne et à ses repercussions sur la problématique actuelle de la défense de la Biosphère et de l'environnement, ainsi qu'à celle du développement durable. Dans cette édition, il y a en appendice de la partie *Noösphere* (pp. 243-252) de l'article parue en 1945 (VERNADSKY, 1945, *op. cit.*), quelques photographies, dont VERNADSKY en 1905 et 1944 (pp. 253-256), *The Main Dates of Life and Work of Academician V.I. Vernadsky* (pp. 257-262) et l'histoire et les objectifs de la *Nongovernmental Ecological V.I. Vernadsky Foundation* (pp. 263-265).

En 1997, parait aussi une édition en langue allemande, *Das wissenschaftliche Denken als planetare Erscheinung*, dans un ensemble intitulé : *L'Homme dans la Biosphère : sur l'Histoire naturelle de l'Intelligence,* édition traduite des éditions russes de 1988 et 1991. Wolfgang HOFKIRCHNER et Rolf LÖTHER introduisent la pensée dans l'œuvre de VERNADSKY, *Vladimir I. Vernadskij - Klassiker des globalen Denkens* (pp. 7-22) et Peter KRÜGER, sa vie et son oeuvre, *Vladimir I. Vernadskij - Wissenschaftler und Zeitzeuge* (pp. 23-34). En appendice, deux écrits de VERNADSKY, traduits du russe : l'un sur "la logique des sciences naturelles", *Über die Logik der Naturwissenschaft* (1942, publié comme appendice dans *La Pensée scientifique comme phénomène planétaire* (en russe) : éditions de 1977, 1988 et 1997 ; GUEGAMIAN, comm. pers.) (pp. 233-238) et, l'autre, "quelques mots sur la Noosphère", *Einige Worte über die Noosphäre* (1944, Usp. sovremennoj Biol., 18, pp.113-120) (pp. 239-249).

Ces deux ouvrages de VERNADSKY, peu répendus jusqu'à présent, méritent non seulement d'être lus et médités mais aussi d'être étudiées en profondeur dans le contexte actuel du Système Terre où l'Être Humain a du mal à s'intégrer, au moins par la pensée, dans le milieu naturel de tout être vivant, qu'il est.

J.-P. CANCELA DA FONSECA

MARGALEF, R.– *Our Biosphere*. In : KINNE, O. (ed.) Excellence in Ecology Book 10. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany. xix+194 pages. ISSN 0932-2205 (relié), prix : DM 48, 1997.

Selon le Professeur Otto KINNE "*ce livre est le testament scientifique d'un des plus grands écologistes*" de notre temps.

Dans le premier chapitre, Notre Biosphère, le Professeur Margalef attire l'attention du lecteur sur le fait qu'il n'y a qu'UNE biosphère aussi bien à perturber qu'à gérer, qu'à chérir, qu'à comprendre, qu'à aimer. Bien que spécialiste de l'environnement aquatique, il s'est toujours intéressé aux approches générales de la science (écologie *vs* non-écologie, théorie *vs* réalité) et aux questions "philosophiques" concernant les problèmes environnementaux, étant attiré plutôt par l'origine de ces problèmes et par ce qu'ils apportent sur le fonctionnement de la biosphère que par leurs solutions.

Selon lui, les organismes et les écosystèmes sont de vrais systèmes historiques qui ne font pas forcément partie "*d'un*

Source : MNHN

monde mécanique réglé par quelque forme de science combinatoire". Ainsi, "*l'idéalisme mathématique a parfois trop envahi la pensée écologique*". Toutefois, il a une forte attirance pour tous les sujets écologiques en rapport avec le temps et les processus, dont par exemple, et parmi d'autres, la naissance, la croissance et la mort des individus, et la dynamique écologique de la succession.

Par ailleurs, "*l'écologie et l'économie coïncident davantage que dans leur préfixe commun*". Les systèmes économiques sont comme les écosystèmes composés de parties ou d'entités qui se répètent. Du fait de l'interaction entre les parties de chaque système, l'entropie s'accroît et de l'information est aussi créée.

"*Le travail de l'homme dans la préservation des propriétés de notre biosphère et dans la gestion de la conservation de l'environnement doit se poursuivre simultanément, et peut être seulement en deuxième position, avec le besoin de développer des formes de comportement, à l'intérieur de notre espèce, moins dirigées vers les actuels et arbitraires méchanismes courants de développement et de maintien de l'inégalité*".

D'autre part, "*l'écologie aide à comprendre comment les différents aspects et événements du processus évolutif se complètent (eux-mêmes) dans le cadre d'une biosphère relativement fermée*".

Dans le deuxième chapitre, MARGALEF initie la discussion sur les problèmes écologiques et les écosystèmes basés sur le monde phytoplanctonique. Il y est question, entre autres, de production primaire en milieu aquatique, de structure spatiale en relation avec les migrations, dont une référence à l'approche fractale, et les limites fixées par l'énergie et les éléments nutritifs disponibles, en particulier les phosphates.

La production primaire en milieu terrestre, exemple la forêt, est le thème principal du troisième chapitre. L'auteur y fait une remarque importante sur la vie : "*Life appears to be little more than chemistry, concerning a rather small number of elements : the components of water and carbon; nitrogen and in particular phosphorus play essential, and their often restricted supply limits life seriously.*" Il y aborde aussi différentes questions, dont la composition des structures de support et de transfert, faisant référence à des modèles allométriques et fractals.

L'appropriation du milieu environnant et des énergies "externes", thème du quatrième chapitre, met en relief la dominance en tant que facteur clé, dont celles de l'homme et de l'économie.

Le problème des limites frontières des systèmes écologiques comme, par exemple, lieux de tension et de changements ou places d'occurrence d'événements importants, est traité dans le cinquième chapitre.

Dans les chapitres sixième, septième et huitième sont analysés et discutés les questions fondamentales de la dynamique des populations et des réseaux trophiques, de la dynamique de la succession écologique comme lieu d'origine de l'évolution, et celle de la différence entre les concepts de diversité et de biodiversité.

Les neuvième et dixième chapitres sont les chapitres où l'auteur traite plus particulièrement des interprétations théoriques des écosysèmes et de la biosphère en termes de thermodynamique (systèmes dissipatifs), de théorie de l'information (systèmes auto-organisés), et de chimie et physique de la vie (systèmes biochimiques et biophysiques).

Dans le dernier chapitre, MARGALEF aborde le problème actuel de la dynamique des changements environnementaux, l'homme étant un facteur responsable de beaucoup de ces changements. Il termine suggérant que l' "*Earth or Gaia, or any planet having a developed biosphere, may be held "responsible" for critical episodes of its own history.*"

J.-P. CANCELA DA FONSECA

BISSONETTE, J. A. (Editor).– *Wildlife Landscape Ecology : Effects of Pattern and Scale*. Springer-Verlag, New York. xiii+410 pages. ISBN 0-387-947789-2 (relié), prix : FF 370, 1997.

Cet ouvrage aborde le thème de la faune et de la flore des milieux naturels sous l'angle de l'écologie du paysage. Les seize contributions sont regroupées en trois parties : 1. Concepts de l'écologie du paysage ("underlying concepts"); 2. Méthodes quantitatives en écologie du paysage ("landscape metrics"); et 3. Applications et gestion sur une grande échelle ("applications and large-scale management").

La première partie commence par l'analyse du problème de l'échelle choisie et des changements d'échelle dans les études en écologie, ainsi que de leurs rapports avec la structure du paysage et de leur importance dans la gestion de la vie en milieu naturel ("wildlife management") (J.A. BISSONETTE), viennent ensuite les applications de la géométrie fractale à ces questions (B.T. MILNE), et l'utilisation de la théorie du chaos dans le contrôle des populations (D. PEAK). Les contributions suivantes traitent de la dynamique des transformations de la structure et de la fonction du paysage (S.T.A. PICKETT ET K.H. ROGERS), de la perturbation et de la diversité dans un contexte paysage (P.S. WHITE & J. HARROD), ainsi que, dans le même contexte, des métapopulations (M.E. Ritchie). La partie se termine par un guide sur la structure des systèmes (A.W. KING).

La deuxième partie n'a que deux contributions, l'une sur les modèles neutres, comme outils pour comprendre la structure des paysages (S.M. PARSON & R.H. GARDNER), et l'autre, sur les différentes techniques de mesure de la structure du paysage (C.D. HARGIS, J.A. BISSONETTE & J.L. DAVID).

Dans la troisième partie, les contributions abordent des cas concrets. Ainsi : le rôle de l'élan (*Alces* spp.) dans les processus du paysage (R. T BOWYER, V. VAN BALLENBERGHE & J.G. KIE); l'interprétation spatiale de la dynamique des populations (J.L. COOKE); l'importance de l'échelle dans la conservation de l'habitat du Grand Tétras (*Tetrao urogallus*, espèce en danger) en Europe centrale (I. STORCH); l'hétérogénéité du paysage, la dynamique des populations des ongulés et l'importance de l'échelle spatiale (M.G. TURNER, S.M. PARSON, W.H. ROMME & L.L. WALLACE); l'influence de l'échelle du paysage dans la gestion du mouton du désert ("Bighorn Sheep", *Ovis canadensis*) (P.R. KRAUSMAN); l'influence de l'échelle spatiale et de son changement dans la sélection de l'habitat par la marte américaine (*Martes americana*) (J.A. BISSONETTE, D.J. HARRISON, C.D. HARGIS & T.G. CHAPIN); et, pour terminer, un plan politique adaptatif : réfléchir à des grandes échelles spatiales (C. WALTERS).

J.-P. CANCELA DA FONSECA

GRASSE, P.-P. & DOUMENC, D.– *Zoologie, Tome I - Invertébrés*, Collection des Abrégés, éditions Masson, ISBN : 2-225-84987-0, 5e édition, 1995

La collection des Abrégés de Zoologie permet de découvrir ou de redécouvrir la diversité des plans d'organisation du règne animal, l'anatomie, la physiologie, la systématique ou la phylogénie : il s'agit donc de connaissances très utiles en écologie. Cette collection se veut un instrument pédagogique pour aider à la maîtrise des connaissances en faisant ressortir l'essentiel. La difficulté étant d'y parvenir sans trop les édulcorer.

Source : MNHN

Les groupes systématiques où des progrès récents et significatifs ont été accomplis sont tout de suite mis en évidence dans l'avant propos, à savoir : les Protozoaires sporozoaires (parasites), les Myxozoaires (plasmodes pluricellulaires annonçant les métazoaires), les Crustacés et les Pogonophores (animaux vermicullaires pourvus de tentacules, présents en particulier au niveau des sources d'eau chaude jaillissant des fonds marins). Il faudrait étendre cette didactique à tout le texte, autant que possible évidemment, par des notes infrapaginales ou même des caractères gras, ce qui permettrait au lecteur de suivre les avancées d'édition en édition.

La présentation des différents embranchements mérite quelques remarques, car on bute sur un certain nombre de fautes de frappe, d'erreurs de renvoi aux figures et quelques fois d'erreur tout court, qu'il faut bien signaler. Par exemple, dans les généralités concernant les Protozoaires, il est dit curieusement que la taille oscille entre 8 et 15 µm (p. 3), ce qui n'a évidemment pas de sens. D'autant plus qu'il est précisé juste après, que tous les intermédiaires sont connus entre le micron et le millimètre ! Tout de suite après (p. 4), la présentation du filament parabasal des zooflagellés renvoie à la figure 3, c'est-à-dire une vacuole pulsatile de ciliés, alors qu'elle fait sans doute allusion à la figure 25 (p. 29) sur *Trichonympha* et *Joenia*. La présentation du type d'organisation des Démosponges (p. 72) renvoie bizarrement à la figure 48 A, c'est-à-dire à la spore d'une Actinomyxidie (Myxozoaires) parasite de ver Oligochète ! Enfin, chez les métazoaires triploblastiques, la présentation des Pararthropodes (Tardigrades et Onychophores) donne l'impression que le terme chapote aussi l'embranchement des arthropodes. Pour terminer, les illustrations sont de qualité inégale, alors que le livre se base sur l'iconographie si l'on en juge par le nombre de figures, 227 pour 250 pages. On note des changements impromptus de taille de caractères dans le texte (p. 73).

L. PALKA

BABLET, J.-P., GOUT, G. & G. GOUTIERE.– *Les atolls de Mururoa et de Fangataufa*, éditions Masson, ISBN : 2-225-84955-2, 1995

Depuis plus de 30 ans et bien avant qu'on y effectue des essais nucléaires, on étudie la géologie, la faune et la flore des atolls de Mururoa et de Fangataufa. Que ce soit dans le cadre de la fondation "Singer-Polignac" ou du Ministère de la Défense (DIRCEN), de nombreuses missions scientifiques ont été effectuées, au cours desquelles une quantité importante de données écologiques ont été accumulées. Au travers de son Service Mixte de Contrôle Biologique (SMCB), la DIRCEN a toujours eu comme souci d'effectuer un état des lieux permanent sur des sites fortement perturbés par les effets anthropiques.

Faisant suite aux deux volumes traitant pour le premier "la géologie, la pétrologie, l'hydrogéologie" et pour le second "les effets mécaniques, luminothermiques et électroniques des expérimentations nucléaires", le tome III présenté ici traite "du milieu vivant et de son évolution" et complète cette synthèse unique sur les atolls de Polynésie française. Il présente la construction et le peuplement des récifs coralliens, l'action de l'homme et les expérimentations nucléaires proprement dites.

Le plan adopté par les auteurs évite a priori la difficulté de présentation d'un sujet sensible ayant fait ou pouvant faire l'objet de polémiques.

La première partie de l'ouvrage est une description factuelle de la genèse, du fonctionnement et des perturbations naturelles liés aux atolls de Mururoa et de Fangataufa. Sont traités également la diversité de la vie récifale, la construction et le peuplement de l'édifice corallien, la zonation et le peuplement des récifs.

S'appuyant sur les nombreux résultats et leur interprétation provenant de collaborations fructueuses entre le Service Mixte de Contrôle Biologique (SMBC) et différents chercheurs appartenant à des organismes de recherches nationaux ou internationaux, résultats acquis au fur et à mesure de missions effectuées en Polynésie française, une connaissance inégalée sur l'histoire et la structure géologique de ces atolls et sur l'écosystème corallien qu'il constitue fait l'objet d'une présentation claire et synthétique.

À la fois documenté et bien illustré, le texte est de lecture agréable aussi bien pour un lecteur ignorant du sujet que pour un spécialiste voulant approfondir sa culture générale.

Plusieurs missions scienfifiques s'étant déroulées entre 1965-1966 sur les deux atolls de Mururoa et de Fangataufa, afin de réaliser un état des lieux concernant la faune et la flore marine avant le début des essais nucléaires, deux chapitres traitent factuellement de l'état de ces atolls avant les bouleversements dus au premier tir aérien en 1966. Ce point zéro réalisé par des spécialistes de zoologie ou botanique est une somme considérable de données sur la vie d'un atoll soumis aux seules contraintes naturelles. Le dernier chapitre de la 1re partie traite des facteurs naturels susceptibles de déséquilibrer les récifs coralliens, notamment en ce qui concerne les dégradations naturelles et les impacts anthropiques. Les dégradations naturelles concernent l'émersion des récifs, la bioérosion, les cyclones et les variations de température et les stress thermiques, dont une relation avec le blanchissement des coraux a pu être établie.

La deuxième partie porte plus précisément sur l'effet des expérimentations nucléaires, l'historique de l'évolution des techniques d'expérimentation aérienne et souterraine et l'impact de l'onde de souffle et de l'onde thermique sur la flore terrestre. Une étude spécifique est réalisée sur le milieu marin montrant factuellement les effets des deux essais aériens réalisés en 1967. L'impact de ces deux expériences mégatonniques sur la faune marine est analysée aussi bien sur le platier externe que sur la bordure interne du lagon. Les effets instantanés, notamment de surpression autour du point zéro, et les effets sur la faune ichtyologique sont analysés. La restauration du milieu marin en 1974 et en 1987 fait l'objet d'une synthèse essentiellement à Fangataufa. Les tests radiologiques effectués depuis sont mis en relation avec la reconstitution du milieu naturel.

Le dernier chapitre de l'ouvrage, reprenant globalement les effets anthropiques naturels sur les atolls polynésiens, replace les retombées nucléaires dans un cadre général des nuisances, qu'elles soient marine ou terrestre. Il traite du rejet des effluents dû aux activités humaines liées à la présence des installations logistiques du centre d'expérimentation du Pacifique à Mururoa (effluents divers, bactériologie...) et montre que ces nuisances ont induit une anthropisation partielle du lagon, dont les retombées à court terme ne sont pas négligeables sur l'écosystème marin. L'augmentation de la teneur en nutriments, de la turbidité des eaux du lagon et de la sédimentation pouvant provoquer la mortalité des colonies de coraux, a entraîné une augmentation de la surface des gazons algaux et le développement de certains dinoflagellés toxiques. La finalité de ce dernier point du chapitre est de montrer que l'atoll de Mururoa était touché bien avant les expérimentations nucléaires par des effets anthropiques, et que dans l'évolution des atolls polynésiens, on ne peut pas en faire un cas particulier, en dehors de l'expérimentation nucléaire.

D. DOUMENC

Source : MNHN

MULLER, J.-C. (coord).– *Un point sur… Trente ans de lysimétrie en France (1960-1990),* éditions de l'INRA, 1996

Cet ouvrage fait le point sur les recherches lysimétriques entreprises par l'INRA, dans ses différentes stations, pendant la période 1960-1990. Il complète le numéro spécial des comptes-rendus de l'Académie d'agriculture concernant le colloque organisé conjointement avec le COMIFER en 1995 (vol. 81- n° 4 - 1995).

Les stations lysimétriques concernées de l'INRA sont les suivantes : Bordeaux, Cadarache, Chalon sur Marne, Colmar, Magneraud (Charente-Maritime), Quimper, Rinçay (Indre), Saint-Lignaire (Deux-Sèvres), Theix (Puy de Dôme), Toulouse, Versailles. Mais le coordinateur donne aussi la liste complète, dans un chapitre spécial, des 55 sites où des lysimètres ont été installés non seulement par l'INRA mais aussi par divers autres organismes.

La première partie, rédigée par J.C. MULLER, est importante dans la mesure où elle répond à la double question : qu'est-ce qu'un lysimètre ? A quoi sert-il ? L'auteur donne du lysimètre la définition suivante : "Une cuve étanche, contenant le sol, dont la face supérieure est soumise aux agents atmosphériques alors que la face inférieure drainée, permet à l'expérimentateur de déterminer les caractéristiques de la solution évacuée".

Ce type d'appareil permet de réaliser le bilan des entrées et des sorties des composés solubles, dans un volume de sol connu. En fait, il a été surtout utilisé pour établir des bilans hydriques et des composés azotés solubles (nitrates) : dans le présent colloque, c'est le bilan de l'azote qui a été mis en vedette, afin de fournir aux agromones une base de calcul de la qualité optimale d'engrais azotés à utiliser en vue d'éviter toute contamination des nappes. Mais le lysimètre a aussi d'autres fonctions : étude des pertes par drainage de tout nutriment, pédogenèse (processus de podzolisation par exemple), utilisation du sol comme système épurateur. L'auteur de cette première partie décrit en détail les trois grands types de lysimètres :

• le lysimètre fermé qui correspond à la définition donnée ci-dessus

• le lysimètre ouvert, dépourvu de parois latérales, se compose de plaques drainantes enfoncées latéralement dans le sol à partir d'un fossé. Facile à mettre en oeuvre, il ne permet pas d'établir des bilans volumétriques précis

• enfin le lysimètre à bougies poreuses qui permettent de récolter par aspiration, à différentes profondeurs, des échantillons de solution de sol dont on détermine la concentration. Les volumes concernés sont déterminés par des dispositifs associés.

La seconde partie de l'ouvrage comporte 13 chapitres exposant chacun les résultats obtenus par les diverses stations prises en exemple. Il n'est pas possible dans cette brève analyse de les passer séparément en revue, d'autant que beaucoup de ces résultats se recoupent. On peut regretter que la conclusion générale, très brève, ne présente pas une synthèse d'ensemble des résultats obtenus dans les diverses stations. Nous nous bornerons ici à évoquer trois des principales conclusions qui se dégagent de ces recherches lysimétriques :

• nécessité pour le cultivateur de définir la dose optimale de fertilisation azotée, au-delà de laquelle la production reste stable, alors que les pertes par drainage augmentent considérablement ;

• l'obligation de ne pas laisser longtemps le sol à nu (rôle des cultures dérobées) ;

• l'importance des conditions météorologiques. C'est paradoxalement en année sèche que le danger de pollution des nappes atteint son maximum. Les nitrates non absorbés par les cultures s'accumulent dans le sol et sont entraînés à la première pluie.

Ph. DUCHAUFOUR

ROBERT, M.– *Le sol : interface dans l'environnement, ressource pour le développement*, éditions Masson, ISBN : 2-225-85177-8, 1996

Cet ouvrage de Michel ROBERT, directeur de recherches à l'INRA, a pour objectif principal de mettre en évidence le rôle du sol dans le maintien de l'équilibre de l'environnement, en particulier en tant que "régulateur" à l'égard des différents types de pollution : ce thème est développé dans la troisième partie, la plus importante, de l'ouvrage. Mais l'auteur a estimé nécessaire de rappeler, dans une première partie, les propriétés des constituants du sol, qui précisément conditionnent son action épuratrice. Une brève seconde partie a trait à la conservation des sols dans les pays en voie de développement, en particulier dans les zones tropicales. Nous analyserons ces trois parties, en insistant sur la plus importante, la troisième.

La première partie traite des caractéristiques spécifiques des sols. Les constituants minéraux les plus fins (argiles) en s'associant aux constituants organiques (humus) assurent au sol sa "structure", plus ou moins favorable, plus ou moins stable, dont la destruction est à l'origine des divers processus de dégradation des sols : le rôle des organismes vivants (microflore, microfaune) est fondamental à ce point de vue. L'auteur rappelle aussi que le sol n'est pas un système inerte, il se forme et évolue, aux dépens du matériau d'origine sous l'action du climat et de la végétation : le facteur temps, l'âge du sol jouent un rôle fondamental. L'auteur aurait pu cependant définir de façon plus précise les différents types de sols qui résultent de cette évolution.

La seconde partie, très brève, concerne les méthodes de protection des sols, particulièrement exposés, des régions tropicales, humides (danger de la déforestation) ou arides (processus de désertification). Dans les deux cas, le phénomène d'érosion se montre menaçant.

La troisième partie (le sol, une interface dans l'environnement) occupe plus de la moitié du volume : l'auteur y passe en revue, dans les différents chapitres, les principaux types de dégradation des sols et les moyens de les prévenir, voire d'y remédier : acidification ("pluies acides"), pollution des nappes par les nitrates et les phosphates ("eutrophisation" des eaux), emploi excessif des pesticides, incorporation dans le sol de "métaux lourds" (plomb, cadmium, mercure, zinc, cuivre…) à dose toxique et d'éléments radioactifs provenant des centrales nucléaires (iode, césium) ; le sol joue aussi un rôle épurateur à l'égard des boues organiques : pour chaque cas, des exemples concrets illustrent significativement le sujet traité.

Bien que cet ouvrage présente quelques défauts mineurs, tels que le manque de lisibilité des légendes des quatre cartes en couleur de France et d'Europe, les répétitions inutiles de certains sujets traités dans la deuxième et la troisième partie (érosion, salinisation, désertification, acidification), la dispersion des données concernant certains sols "clés" (vertisols, sols ferrallitiques), il constitue une base fondamentale de la connaissance du rôle primordial du sol dans l'équilibre des écosystèmes. L'auteur est, en France, un des meilleurs spécialistes de

Source : MNHN

cette fonction essentielle du sol, malheureusement trop souvent méconnue de la part des écologues et des aménagistes. Depuis longtemps, elle a été étudiée et mise en oeuvre dans certains pays européens, où l'on a compris qu'en fait, le sol est "le noeud de l'écosystème". Cet ouvrage comble une lacune dans nos connaissances, dans la mesure où il montre que la protection de l'environnement passe prioritairement par celle des sols.

Ph. DUCHAUFOUR

BAIZE, D.– ***Un point sur… Teneurs totales en éléments traces métalliques dans les sols (France),*** **éditions de l'INRA, ISBN : 2-7380-0747-3, 1997**

Si le grand public est informé par le biais des médias sur la pollution des nappes par les nitrates ou de l'atmosphère des villes par les gaz d'échappement, en revanche il est mal renseigné sur un type de pollution des sols, tout aussi dangereux : celui causé par les "éléments traces métalliques" (ETM), "traces" parce qu'ils n'existent généralement dans les sols qu'en faible quantité, comparativement aux éléments dits "majeurs". Certains sont indispensables, à faible concentration, à la vie des plantes (le cuivre Cu, le zinc Zn, le manganèse Mn), mais ils deviennent toxiques lorsque leur proportion dépasse un certain seuil. D'autres n'ont qu'une action toxique (le cadmium Cd, le mercure Hg, le nickel Ni, le plomb Pb, le chrome Cr), auquel il convient d'ajouter le thallium récemment découvert dans les sols. Cet ouvrage aborde donc un sujet important, non seulement pour les spécialistes, mais pour tous ceux qui se préoccupent des équilibres naturels.

Denis Baize, chercheur à l'INRA, était particulièrement qualifié pour rassembler les données statistiques fournies par les stations agronomiques (programmes ASPITET) Cet ouvrage, d'un haut niveau technique, rassemble dans un grand nombre de tableaux et de graphiques toutes les données de ce programme : mais certains chapitres concernant les généralités et les conclusions, plus accessibles, seront très utiles aux écologues. L'ouvrage les renseignera sur les teneurs en ETM des différents types de sols de France, valeurs qu'ils pourront comparer aux valeurs-seuil (vrais signaux d'alerte !) indiquées par l'AFNOR : en mg/Kg, Cd 2, Cr 150, Cu 100, Hg 1, Ni 50, Pb 100 Se 10, Zn 300 (valables pour les textures moyennes). En revanche, les informations sur la mobilité des éléments et leur biodisponibilité sont malheureusement très succintes ·

• les sources des ETM, au nombre de quatre, offrent de grandes variations d'une région à l'autre : le fonds géochimique, qui fournit au sol les éléments "hérités", joue le plus souvent un rôle plus important qu'on ne le supposait mais de tels éléments sont généralement assez "inertes", donc peu accessibles aux plantes;

• les apports atmosphériques (fumées industrielles, gaz d'échappement) concernent sur le Pb, le Zn et le Cd;

• les apports urbains (composts, boues d'épuration) sont très nocifs : les boues sont en moyenne dix fois plus concentrées en ETM que les sols;

• les apports agricoles, certains engrais (engrais phosphatés : Cd), les fongicides viticoles (Cu) sont loin d'être négligeables

Les indications concernant le comportement des ETM dans le sol sont très succintes : le Pb est vite immobilisé donc peu disponible, à l'inverse du Cd, beaucoup plus mobile. Les deux éléments les plus facilement absorbés par les plantes semblent être le Cu et le Zn. En revanche, on est encore mal renseigné sur la biodisponibilité du Cd. L'acidification du sol augmente la mobilité de l'ensemble des ETM

Trois parties parmi les six que comporte l'ouvrage sont susceptibles d'intéresser particulièrement les écologues : la troisième qui concerne le comportement de chaque ETM, la cinquième et la sixième qui ont trait à leur répartition pédogéologique et régionale. La troisième partie met l'accent sur la diversité des origines des ETM, presque exclusivement atmosphérique pour le Pb, très variable au contraire pour le Cu, le Zn et le CD. Quant aux cinquième et sixième parties, elles ne renseignent pas seulement sur la répartition régionale des ETM, mais aussi sur la nature et les propriétés des profils pédologiques correspondants : leur description détaillée accompagnée de schémas très parlants, complète efficacement la nomenclature assez nouvelle et souvent mal interprétée (Référentiel pédologique). Nous nous bornerons à donner ici quelques exemples : les sols argileux, résultant d'une décarbonatation lente des calcaires durs, ainsi que ceux qui contiennent encore du calcaire actif, ont hérité leurs ETM du fonds géochimique. Enfin les paléosols rouges du Poitou se sont enrichis en ETM par le départ de silice et de cations basiques résultant d'une évolution pédogénétique prolongée (ferrallitisation).

Malgré les insuffisances d'information sur les questions essentielles de biodisponibilité et de contamination possibles des chaînes alimentaires, qui proviennent surtout du manque de données scientifiques, cet ouvrage offre une synthèse très utile et très complète de nos connaissances sur ce sujet important. Il s'agit d'un premier bilan, prélude aux recherches plus approfondies qui s'imposeront dans un proche avenir : un travail considérable reste à faire.

Ph. DUCHAUFOUR

CARPENTER, S.R. & KITCHELL, J.-F. (eds).– ***The trophic cascade in lakes,*** **1 vol. (230x153 mm), 385 p., ill. tab., Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press, ISBN 0-521-56684-3, 1996**

L'appréciation des rôles respectifs des ressources et des prédateurs sur l'organisation des communautés aquatiques a suscité un nombre impressionnant de travaux depuis le milieu des années soixante. Cet ouvrage regroupe 17 contributions de différents auteurs réunis autour d'un programme pluridisciplinaire visant notamment à déterminer l'importance des interactions trophiques dans la régulation de la production primaire phytoplanctonique.

En effet, à partir de régressions issues de l'étude de plusieurs lacs, il apparaît que seulement la moitié de la variabilité de la production est expliquée par les apports de nutriments. Les auteurs émettent alors l'hypothèse qu'une partie de la variabilité inexpliquée est associée aux interactions trophiques et ont développé une série d'expériences pour tester l'idée que des effets en cascade se propagent depuis le compartiment des poissons ichtyophages jusqu'à celui des producteurs primaires. Pour ce faire, ils ont réalisé des biomanipulations d'écosystèmes limniques, particulièrement en modifiant les communautés de poissons de deux lacs (Peter et Tuesday), tandis qu'un lac (Paul) leur a servi de système de référence (leur permettant notamment d'apprécier la variabilité interannuelle).

Globalement, ils arrivent à la conclusion qu'une grande part de la variabilité de la production primaire inexpliquée peut être attribuée aux interactions trophiques, mais également que des effets indirects, liés par exemple à des changements physiologiques et comportementaux des organismes ou à des limitations en nutriments, sont susceptibles d'interagir et d'atténuer les effets des prédateurs.

Cet ouvrage est typiquement une monographie centrée autour d'un concept, celui des "cascades trophiques" dont les auteurs sont des ardents défenseurs. Les différents chapitres sont assez bien délimités et correspondent à l'étude du fonctionnement des différentes communautés et aux interactions pressenties entre les différents compartiments de l'écosystème. Egalement, un chapitre est consacré aux méthodes paléolimnologiques permettant de retracer les manifestations des interactions trophiques au cours des dernières décennies. Enfin un chapitre relatif aux modèles de simulation des cascades trophiques et un chapitre de synthèse et prospectives terminent cet ouvrage fort bien documenté par plus de 500 références bibliographiques.

Le lecteur averti, confronté aux mécanismes de régulation du développement des communautés aquatiques sera intéressé par cet ouvrage. On peut cependant se demander si la portée des hypothèses avancées est généralisable à tous les écosystèmes limniques, mais la démarche empruntée, résolument pluridisciplinaire et réalisée à grande échelle, se révèle particulièrement séduisante.

G. BOURDIER

JOUVENTIN, P.– ***Le ragondin, biologie et méthodes de limitation des populations*****, édition Acta, 155 pp, 1996.**

Cet ouvrage publié par l'Association de Coordination Technique Agricole (ACTA) est issu des connaissances scientifiques et techniques réunies par le "Groupe de Travail Ragondin" mis en place par le préfet de la région Poitou-Charentes en avril 1983, sous la présidence du Directeur du Service Régional de la Protection des Végétaux. Les auteurs récapitulent l'ensemble des connaissances résultant des rapports, articles spécialisés et publications existant actuellement sur le ragondin.

Les trois premiers chapitres traitent de l'écologie du Ragondin (*Myocastor coypus*) : sa biologie, sa démographie et surtout son impact sur le milieu. Ce dernier chapitre aborde les dégâts causés aux cultures (les dégâts sont détaillés pour chaque culture) et ceux causés aux ouvrages hydrauliques, ainsi que le coût économique qui en découle.

Les quatre chapitres suivant se concentrent sur les différentes méthodes de lutte et les effets indirects des régulations (18 pages sont réservées au devenir du bromadiolone, un anticoagulant, dans l'environnement).

Enfin, le livre se termine par une conclusion pratique s'adressant aux particuliers (propriétaires de marais, agriculteurs...) désireux de trouver des solutions rapidement. En outre, les annexes présentent une méthode de dénombrement d'une population de ragondins en zone de marais et en zone de rivière, élaborée par le Centre d'Etudes Biologiques de Chizé.

Cet ouvrage est destiné aux scientifiques, ou aux non scientifiques, en particulier ceux directement concernés par les problèmes engendrés par le ragondin, en leur permettant de mieux connaître sa biologie et les méthodes de lutte pour une action efficace. C'est assurément une véritable source d'informations pour les étudiants, enseignants ou chercheurs.

Le livre est agréable à lire, bien illustré, et les chapitres regorgent de précisions aussi intéressantes qu'utiles.

O. BOUVIALA

FRESHWATER ECOSYSTEMS**.– Revitalizing Educational Programs in Limnology, National Research Council - National Academy Press, Washington, D.C., ISBN 0-309-05443-5, 364 pp., 1996**

Cet ouvrage est un rapport établi par le "Committee on Inland Aquatic Ecosystems Water Science and Technology Board - Commission on Geosciences, Environment and Resources" à la demande du National Research Council des USA.

Consacré à la Limnologie en Amérique du Nord, ce rapport trouve son origine dans le constat nuancé qui a été fait sur l'évolution de cette science au cours des 25 dernières années. Durant cette période, la connaissance du fonctionnement physique, chimique et biologique des écosystèmes aquatiques s'est considérablement accrue. Les progrès réalisés dans ce domaine, notamment au niveau des concepts et des méthodes, ont même été à l'origine d'avancées significatives dans d'autres écosystèmes, terrestres par exemple, et ont permis de mieux évaluer l'impact des activités anthropiques sur les systèmes naturels. Néanmoins, de nombreuses interrogations relatives à l'avenir de cette science pluridisciplinaire, demeurent. Elles ont trait à la recherche fondamentale et à la formation dans ce domaine, et au lien, pas assez affirmé selon les auteurs, entre la recherche dite académique et la protection, la gestion et la restauration des écosystèmes aquatiques. Les problèmes liés à la recherche ayant fait l'objet de nombreuses études antérieures, le présent rapport s'attache plus particulièrement aux deux derniers points.

C'est ainsi qu'en 5 chapitres, les auteurs abordent successivement l'Etat des Ecosystèmes d'Eau Douce (Chapitre I, 14 p.), l'Etat des Sciences Limnologiques (Chapitre II, 41 p.), le Rôle de la Limnologie dans la Gestion des Systèmes Aquatiques (Chapitre III, 53 p.), la Formation en Limnologie (Chapitre IV, 36 p.) et, enfin, l'Avenir de la Limnologie (Chapitre V, 27 p.). A la fin de cet ouvrage, sont également présentées les 8 contributions de base qui ont servi à l'élaboration du rapport. Enfin, des informations concernant les différentes formations supérieures en limnologie aux USA et la biographie des principaux rédacteurs de ce rapport, sont données en annexe.

Au terme de cette analyse, le comité fait le constat d'une trop grande fragmentation et d'un manque de lisibilité de l'enseignement de la Limnologie dans les Universités nord-américaines. En effet, l'enseignement de la Limnologie est dispensé dans différents cursus rattachés à des départements très divers et n'est donc pas identifiable comme tel. Cela tient naturellement au caractère multidisciplinaire de la Limnologie qui doit intégrer des connaissances de base relevant notamment de la chimie, de la physique, de la géologie et de la biologie pour pouvoir accéder à l'étude de systèmes écologiques complexes. Cette fragmentation existe également au niveau de la recherche qui s'effectue, le plus souvent, dans divers établissements sans que cette science n'apparaisse comme principale. De cette trop grande dispersion et de ce manque de lisibilité découlent des handicaps récurrents tels que la faiblesse des effectifs étudiants qui font le choix de cette formation et l'insuffisance des crédits

Source : MNHN

pour la recherche. Les auteurs regrettent par ailleurs que la formation trop spécialisée des futurs limnologues ne les prépare pas à affronter les préoccupations pratiques de gestion des ressources en eau. Répondant aux objectifs fixés au départ, le comité fait également des propositions concrètes qui visent à une meilleure coordination entre l'organisation de l'enseignement et la recherche.

Enfin, les auteurs rappellent qu'une meilleure gestion des écosystèmes aquatiques nécessitent des progrès constants dans le domaine de la recherche fondamentale. Pour cela, l'enseignement de la Limnologie doit être renforcé dans les universités et un dialogue plus approfondi doit s'instaurer entre les scientifiques, les gestionnaires des ressources en eau et le public.

Bien que limité aux USA, ce rapport est de portée générale dans la mesure où les questions relatives à la fragmentation et au manque de lisibilité de l'enseignement et de la recherche en Limnologie se posent, de façon récurrente, dans de nombreux autres pays, et notamment en France.

Ch. AMBLARD

REYNOLDS, C.S.– *Vegetation Processes in the Pelagic : a Model for Ecosystem Theory*, collection "Excellence in Ecology", n° 9, publié par l'Institut International d'Écologie, D-21385 Oldendorf/Luhe, Allemagne, ISSN 0932-2205, XXVII + 371 pp., 1997

Ce livre fait partie de la collection "Excellence in Ecology", qui rassemble les ouvrages écrits par les lauréats du prix de l'Institut International d'Ecologie d'Oldendorf (Allemagne). Ce prix récompense chaque année un chercheur en écologie aquatique ou terrestre pour l'intérêt de ses travaux. L'introduction est d'ailleurs consacrée à une brève présentation de l'Institut d'Ecologie et des 11 derniers lauréats. Le présent ouvrage, publié en 1997, correspond au prix décerné en 1994 au Dr C.S. Reynolds dans le domaine de la limnologie.

Neuf chapitres structurent le corps du livre. Le premier est consacré à la description du phytoplancton. Sont ainsi passés en revue les principaux groupes de microalgues et le bactérioplancton photosynthétique. 26 associations d'espèces sont présentées comme étant caractéristiques des principaux milieux d'eau douce.

Le deuxième chapitre décrit de façon très détaillée l'environnement pélagique au travers des principaux facteurs physico-chimiques (mouvement de turbulence, énergie lumineuse, C02, nutriments, etc.), facteurs ascendants de contrôle du développement phytoplanctonique. Un accent particulier est mis sur les caractéristiques physiques de l'eau et leur incidence sur les processus de sédimentation, de flottaison et de transport des cellules phytoplanctoniques. L'auteur rappelle à cette occasion que l'échelle et la fréquence des mouvements de turbulence constituent un des facteurs essentiels de l'écologie du phytoplancton.

Le troisième chapitre permet à l'auteur d'analyser très finement, notamment au niveau moléculaire, les différents mécanismes qui permettent à la végétation pélagique d'accéder aux ressources du milieu (lumière, carbone, nutriments...) dans un environnement très dilué et caractérisé, généralement, par de faibles énergies lumineuses.

La croissance de la végétation pélagique fait l'objet du quatrième chapitre, consacré plus précisément, au temps de génération des algues planctoniques qui constitue une échelle de temps essentielle pour l'étude de l'écophysiologie du phytoplancton. Sont ainsi abordés les principaux facteurs qui interviennent dans la croissance, la reproduction et la dynamique des populations.

L'objet du cinquième chapitre est de considérer le développement du phytoplancton en milieu naturel au travers d'un modèle dynamique. Ce modèle permet de distinguer les adaptations morphologiques nécessaires à l'exploitation d'un environnement riche en ressources nutritives (petite taille, rapport surface/volume élevé), de celles nécessaires en conditions limitantes (optimisation de l'acquisition des ressources, mobilité...). Abordant la question des stratégies de développement, l'auteur retient le concept C-S-R proposé initialement par GRIME (1979) pour les plantes supérieures et qui permet de regrouper les espèces phytoplanctoniques en trois catégories ("invasive, acquisitive and acclimating strategists").

Le 6e chapitre est consacré à une revue de l'ensemble des processus de pertes qui affectent la végétation pélagique parmi lesquels les plus importants sont la sédimentation, la mortalité cellulaire, la consommation par les prédateurs et les pertes liées au parasitisme. Il est à noter que ces différents processus affectent de façon sélective le phytoplancton et contribuent ainsi à établir la dominance de certaines espèces.

Dans le 7e chapitre, C.S. Reynolds aborde l'organisation et la structure des communautés phytoplanctoniques et leur évolution temporelle aux échelles saisonnière et interannuelle, les observations étant resituées dans le contexte général des successions écologiques. L'auteur assimile la périodicité saisonnière du phytoplancton à une succession autogénique fréquemment brisée par des perturbations allogéniques de l'environnement physique.

Le 8e chapitre concerne la régulation des écosystèmes pélagiques et tend à mettre en relief la hiérarchie des liens existant entre les processus au niveau de l'écosystème et les propriétés écophysiologiques des espèces phytoplanctoniques.

Enfin, dans le dernier chapitre, intitulé "*Leçons et Applications*", C.S. REYNOLDS démontre que certains principes de fonctionnement des milieux pélagiques peuvent être appliqués aux écosystèmes terrestres, et qu'une telle approche écosystémique peut servir efficacement la protection et la gestion des ressources en eau.

Finalement, ce livre extrêmement dense et très bien documenté est, sans doute, l'ouvrage le plus complet écrit à ce jour sur la végétation pélagique. Au travers de notions qui lui sont chères et qu'il développe depuis plusieurs années, C.S. REYNOLDS cherche à définir dans quelle mesure l'étude des milieux pélagiques peut aider à la compréhension générale des systèmes vivants.

Il apparaît ainsi qu'en raison des très brèves échelles de temps auxquelles se déroulent les processus pélagiques, les communautés phytoplanctoniques peuvent constituer des modèles d'étude pertinents pour la compréhension des processus qui se produisent à des échelles de temps beaucoup plus longues, notamment dans les écosystèmes terrestres.

Un glossaire très détaillé des unités et des symboles et un résumé à la fin de chaque chapitre complètent utilement cet excellent ouvrage, qui, à l'exception de quelques développements mathématiques difficiles à suivre pour les non-spécialistes, est d'une lecture aisée. Tout au plus, peut-on regretter l'absence d'un index général.

Ch. AMBLARD

Source : MNHN

***WORLD IN TRANSITION : The Research Challenge* (German Advisory Council on Global Change WGBU), annual report 1996, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, ISBN : 0-3-540-61832-5, prix : 370 FF, 1997**

Le rapport annuel de 1996, du Comité consultatif allemand sur le changement global, contrairement aux rapports précédents, qui identifiaient et décrivaient les problèmes associés (changements dans l'environnement naturel de l'homme - l'écosphère - et changements dans la société humaine proprement dite - l'anthroposphère), se focalise sur l'organisation de la recherche concernant le changement global et examine les conditions nécessaires au rehaussement de la contribution allemande.

Les auteurs du rapport font, ainsi, une analyse assez détaillée des différentes questions que l'on doit aborder, du point de vue Recherche, dans l'étude des relations entre les êtres humains et les principes naturels dont leur existence dépend, c'est-à-dire du changement global. La recherche sur le changement global doit être intégrée, en utilisant l'approche systémique focalisée sur le Système (holistique) Terre et l'approche par le concept "syndrome", par exemple "le syndrome de la surexploitation" (surexploitation des écosystèmes naturels). Un certain nombre de critères pertinents doivent être pris en compte dans la politique de recherche, dont par exemple les lacunes dans les connaissances, la responsabilité des objectifs et la compétence (recherche et solution des problèmes). Quelques éléments doivent être pris en considération, comme le traitement initial du problème et la recherche des processus de décision et de gestion des risques, entre autres. Les différents secteurs de recherche sont par la suite énumérés et détaillés. Certains sont classiques dans les sciences naturelles (climat, atmosphère, hydrosphère, sol, biodiversité), d'autres par contre concernent les sciences humaines (population, migration, urbanisation, économie, organisation sociale, sphère psychosociale et technologie).

Ainsi, le rapport montre que l'organisation de la recherche en Allemagne doit subir quelques aménagements, en particulier le renforcement des aides (et la création de nouvelles aides), et la coordination du développement de la recherche. Bien que la contribution de l'Allemagne dans les recherches sur le changement global soit déjà assez importante, elle doit radicalement augmenter et mieux s'intégrer dans les réseaux internationaux.

J.-P. CANCELA DA FONSECA

KINNE, O. (ed).– *A World of Wounds : Ecologists and the Human Dilemma*, Excellence in Ecology, Book 8, Ecology Institute, Oldendorf, ISBN : 0932-2205, prix : 210 FF, 1997

"*Un monde de plaies*" traduit l'incertitude de l'écologiste Paul EHRLICH d'une guérison effective de l'environnement de l'Homme. La dégradation de cet environnement semble s'accentuer, sans qu'un grand nombre de scientifiques (écologistes) prennent suffisamment le soin de motiver la société à contrebalancer cette croissante dégradation. Selon lui, les chercheurs en écologie, que l'on sait plus souvent préoccupés par des sujets traditionnels, doivent tout faire pour éviter que le "monde ne plonge dans une catastrophe écologique".

Dans ce livre, l'auteur a comme objectifs d'analyser et de défendre "le rôle des écologistes en temps de crise environmentale". Par définition, l'écologie est la science qui traite des relations entre les organismes vivants et leurs environnements physico-chimiques et biologiques. Elle est donc la base même des disciplines environnementales. Ainsi, par exemple, la biologie de la conservation fait appel aux connaissances écologiques en dynamique des populations, en abondance et distribution des organismes et des ressources naturelles, et en réseaux trophiques, entre autres, et aussi aux connaissances en systématique, en génétique (écologie génétique), en évolution (écologie évolutive) voire en comportement (écologie du comportement). Une meilleure compréhension des phénomènes écologiques pourra être acquise si des groupes de chercheurs écologistes concentraient leurs études sur un même type de système écologique, comme les généticiens l'on fait avec la *Drosophila*.

Un domaine où les connaissances écologiques sont essentielles pour résoudre des problèmes est celui de la biologie de la conservation, en particulier celui de la conservation de la biodiversité. La perte de la biodiversité est directement en rapport avec l'expansion de l'entreprise humaine, ainsi que la dégradation de l'environnement. Les écologistes, face à ces problèmes, doivent lutter à l'interface "science-société" avec l'objectif de sauver les systèmes responsables du support de la vie de l'humanité. De cette façon, ils doivent tenir compte plus directement du "métabolisme et du comportement de l'animal dominant", l'économie humaine et les politiques sociales de l'homme.

EHRLICH développe, encore une fois, dans ce livre ses idées sur les rapports sciences-société et scientifiques-citoyens de manière percutante et remarquable. L'ouvrage regorge d'idées de cas les justifiant. A lire…

J.-P. CANCELA DA FONSECA

ARNOULD, P., HOTYAT, M. & SIMON L.– *Les forêts d'Europe*, éditions Nathan, ISBN : 2-09-190188-1, 1997

Paru dans la série "Géographie", cet ouvrage de 413 pages est précis, agréable à lire et très documenté. Ce n'est pas à proprement parler un livre d'écologie, les auteurs sont d'ailleurs biogéographes. Tous trois enseignants-chercheurs, ils appartiennent à la même unité de recherches : Paul ARNOULD est normalien, Professeur à l'Université Paris-I et dirige le laboratoire de Biogéographie de l'ENS (UMR 180). Micheline HOTYAT, Professeur à Paris-IV, a suivi le DEA d'Ecologie de l'Université Paris-XI (Orsay). Laurent SIMON est normalien et Maître de Conférences à Paris-I.

***Première partie* : De la petite à la grande Europe**

Les auteurs commencent par exposer les différentes approches suivies par les pays de la communauté pour évaluer leurs ressources forestières. Ils présentent ensuite la forêt européenne en chiffres, la situant par rapport aux autres massifs forestiers du globe. Ils en soulignent l'originalité : une grande diversité des milieux et des essences, associée à des modes de gestion variés.

Le second chapitre "Forêts riches, forêts pauvres" aborde l'écologie des forêts d'Europe. Elles sont soumises à un double gradient, de continentalité (est-ouest) d'une part et de latitude (nord-sud) d'autre part, qui donne naissance à trois grands ensembles : la forêt boréale, où les résineux sont très largement représentés, la forêt tempérée caduque, où dominent les chênes et le hêtre, et la forêt méditerranéenne, soumise à des contraintes écologiques fortes (aridité estivale, incendies…). Les auteurs font remarquer qu'en dépit de leur forte diversité, les forêts euro-

Source : MNHN

péennes montrent des niveaux de productivité primaire assez proches : de 7 à 14 tonnes par hectare et par an (production aérienne totale). Il est montré que cette ressource, bien que fragile, est en accroissement dans l'ensemble de la communauté, en raison d'une certaine sous-exploitation.

Le troisième chapitre "10 000 ans d'histoire forestière" consiste en une analyse détaillée du comportement de l'homme vis-à-vis de la forêt depuis la fin de la dernière glaciation. Le récit s'articule autour de cinq temps forts : la révolution néolithique, l'extension de l'empire romain, l'époque médiévale, l'époque des grandes découvertes et les temps modernes.

***Deuxième partie* : Les difficultés d'une politique forestière commune**

Autant l'agriculture est devenue une des pièces majeures de la construction européenne, autant tout ce qui touche à la forêt est toujours resté en marge, bien que beaucoup de pays européens (non septentrionaux) aient pris conscience de leur déficit dans le domaine de la filière bois dès le premier choc pétrolier. Les auteurs tentent d'expliquer ce paradoxe et commentent les amorces d'une politique européenne commune en matière de sylviculture et de protection de la nature. Ils soulignent les problèmes posés par les conflits et le constant déplacement des frontières, ainsi que ceux liés aux différentes juridictions en place. Ils n'oublient pas de traiter de la question des mentalités, de la place de la forêt dans l'imaginaire européen.

Le chapitre "Les défis de l'Europe forestière" comprend deux volets consacrés aux deux vocations majeures de l'espace forestier : la production et les loisirs. Ce second volet examine assez largement les problèmes d'environnement.

En matière de production, il est constaté que la forêt apparaît comme une réponse possible au repli des terres agricoles. Une nouvelle extension des surfaces boisées est envisageable, ceci tant pour la production de bois d'œuvre (pour laquelle l'Europe est déficitaire) que pour la biomasse (taillis à courte rotation). Le savoir-faire des européens et les bonnes potentialités stationnelles (sols, climat) sont des éléments encourageants, qui mériteraient une meilleure politique globale. Les auteurs soulignent toutefois les problèmes posés par les cours du bois qui stagnent à un niveau peu élevé.

En matière d'environnement, les auteurs commencent par dénoncer la réputation usurpée des forêts "poumons" de la planète, trop souvent relayée par les média. Une forêt en équilibre ne fournit pas plus d'oxygène qu'elle n'en consomme. Ceci n'est toutefois pas le cas d'une forêt de production où l'on prélève du bois, le soustrayant ainsi à l'action des décomposeurs (un certain temps).

Le phénomène des pluies acides est analysé d'une manière assez savoureuse, montrant à quel point il a été monté en épingle par certains scientifiques, abondamment relayés par les média, souvent au mépris de toute objectivité. Il est montré comment le dépérissement des forêts est devenu un fait de société, objet d'enjeux et de manipulations dépassant largement le cadre forestier. Actuellement, il règne un certain désintérêt quant à ce dépérissement, ceci d'autant plus qu'il a été montré que bon nombre de forêts produisent de plus en plus. Ces considérations amènent les auteurs à évoquer l'effet de serre et les changements climatiques, autre problématique propice à un débat de société.

Le chapitre suivant "Les premiers pas d'une Europe des forêts" montre qu'une politique européenne en matière de filière bois, initialement omise du traité de Rome, est particulièrement longue à se mettre en place. Les auteurs remarquent que les progrès sont plus nets sur le plan de l'écologie que dans le domaine économique. Le morcellement y est pour beaucoup : 7 800 000 propriétaires forestiers se partagent les forêts de l'Union Européenne.

***Troisième partie* : Des espaces régionaux diversement armés face aux défis**

Cette dernière partie esquisse une synthèse des forêts de l'Europe élargie, traitant de nombreux critères : les essences dominantes, les types de peuplements et de propriété, les modes de gestion, les fonctions de la forêt ainsi que sa place dans l'économie. Les trois grandes zones forestières européennes sont passées en revue : l'Europe du Nord, très boisée et à la filière bois bien structurée, l'Europe "du milieu", à vocations forestières multiples et l'Europe forestière méditerranéenne très menacée. Les auteurs ont bien du mérite à faire des regroupements et à dégager des tendances, tant la diversité est grande.

Il n'y a pas de politique européenne facile en matière de forêt et on le comprend mieux à la lecture de cette troisième partie, laquelle aurait peut-être gagné à être traitée plus tôt dans l'ouvrage.

Ce livre, particulièrement bien documenté, vient à point pour comprendre les interrogations actuelles et les mutations à venir. Celles-ci sont dues en grande partie aux incertitudes de la filière bois, liées à l'arrivée sur le marché des pays de l'ancien bloc de l'Est, et à la remise en question du rôle de la forêt à la suite du sommet de Rio. Ainsi les principaux producteurs de bois s'orientent vers une gestion durable des forêts.

L'ouvrage s'adresse à un très large public. Il est enrichi par une abondante bibliographie et complété d'un glossaire, d'un index des espèces et d'un index des notions, très utiles. Un petit reproche pourtant : le titre est un peu trop général. Rédigé par des biogéographes, l'ouvrage traite en profondeur les aspects historiques, géographiques, politiques et socio-économiques de la forêt européenne. Par contre, si l'écologie est encore assez souvent abordée, la biologie et la floristique sont nettement moins bien représentés. Il n'en demeure pas moins vrai que le contexte socio-économique peut indiscutablement avoir des répercussions écologiques majeures.

J.-Y. PONTAILLER

DAUVIN, J.-C.– *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes atlantique, Manche et Mer du Nord. Synthèse, menaces et perspectives*, éditions du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 1997

Nous savons qu'au niveau mondial, beaucoup d'espèces ont disparu ou sont en voie d'extinction. Par ailleurs, beaucoup de milieux terrestres ou aquatiques sont déjà dégradés ou subissent un processus de dégradation. De là le risque pour les sociétés humaines d'être menacées si elles ne parviennent pas à maitriser, d'une part les facteurs de pollution et d'autre part l'exploitation des écosystèmes.

Le premier chapitre donne un aperçu général de l'ensemble des connaissances actuelles sur les biocénoses marines et littorales (Atlantique, Manche et Mer du Nord), soit 3 800 km le long des côtes françaises, en décrivant leurs particularités topographique, hydrodynamique, hydrologique, sédimentaire, biogéographique, biologique et écologique.

Le deuxième s'intéresse aux biocénoses planctoniques végétales et animales : méthodes d'étude, composition spécifique, variations dans le temps et dans l'espace, espèces phytoplanctoniques toxiques, divisions ou unités des zooplanctons, risques de pollution, conservation et évolution.

Dans le troisième chapitre, on découvre des études détaillées sur les biocénoses benthiques, soit sur le macrobenthos, sur la

Source : MNHN

méiofaune, soit encore sur le microphytobenthos, dans les substrats meubles et les substrats durs, le long des différents étages marins.

Dans le quatrième chapitre, les auteurs montrent les menaces qui pèsent sur les phytocénoses et les zoocénoses, et les mesures de protection.

Le cinquième chapitre consacre un peu plus de 100 pages en discutant : sur le tourisme littoral, la pollution pétrolière, l'exploitation des agrégats, l'aquaculture marine et littorale, les rejets urbains, les marées vertes, les effets de la pêche, l'introduction d'espèces, les grands aménagements, la menace anthropique et l'évolution climatique, la variabilité naturelle et les perturbations anthropiques, notamment du fait des activités industrielles.

La conservation et la gestion des écosystèmes marins et littoraux sont traitées dans le sixième chapitre, ainsi que les principales causes de dégradation, les mesures de protection et de conservation, les aires marines protégées et enfin les espèces marines et les unités des peuplements marins remarquables méritant une protection.

L'ouvrage se termine dans le septième chapitre par un bilan général.

Il offrira aux lecteurs (étudiants, spécialistes et enseignants) une excellente synthèse bibliographique de 874 références et un glossaire de 150 termes, et aux autorités un précieux document pour aider aux décisions.

I. ALASSAFIN

CHABAL, L.– *Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive). L'anthracologie, méthode et paléoécologie*, Editions de la Maison des Sciences de l'homme, Paris, 188p., 1997

L'étude des transformations du paysage en Languedoc entre environ 6200 et 1150 ans avant aujourd'hui, à partir d'une interprétation paléoécologique des diagrammes anthracologiques de treize sites préhistoriques et archéologiques, constitue l'objectif affiché de l'ouvrage. En fait, cette étude n'en occupe qu'un peu plus de la moitié et n'en représente pas l'intérêt principal. Certes quelques résultats, trois en particulier, méritent d'être retenus pour eux-mêmes.

De 6000 ans environ jusqu'à 4000 avant aujourd'hui la basse plaine languedocienne porte une chênaie plus ou moins xérophile, et non la végétation ligneuse mésohygrophile que laisserait attendre la topographie actuelle, grâce aux microreliefs que forment alors les anciennes terrasses et les vieux cordons littoraux ennoyés depuis par la progradation Holocène. L'ensemble des résultats suggère que le climat a conditionné la remontée marine, l'érosion et les dépôts alluviaux et colluviaux, mais rien ne prouve qu'il ait déterminé directement l'extension spatiale de certaines essences ou forêts alors que l'érosion anthropique a pu contribuer beaucoup au colluvionnement.

À l'aube de la conquête romaine, le paysage en Gaule du sud est déjà déboisé et cultivé dans certaines zones alluviales. Le rayon d'approvisionnement en bois reflète sur la trame du milieu naturel, l'économie des populations indigènes et son évolution au cours des temps ne traduit pas l'importation de modes d'aménagement de l'espace ou de techniques culturales.

Les changements dans la composition des boisements témoignent le plus souvent des activités humaines et de leurs fluctuations : "la plupart des sites révèlent à un moment de leur exploitation un état transformé de la forêt méditerranéenne par rapport aux stades matures de la forêt riches en chêne blanc et pauvres en chêne vert", la suprématie de ce dernier s'établissant "sous l'effet de l'exploitation du bois mais aussi de l'ensemble des activités qui se déroulent dans la forêt" (p. 135).

Cependant, l'apport le plus original et d'un intérêt général de l'ouvrage, réside dans l'exposé critique de la méthode anthracologique (plus précisément de la seule archéoanthracologie, c'est à dire de l'étude dans les charbons issus de sédiments préhistoriques ou archéologiques) qui en constitue la première partie.

Armée d'une solide connaissance de l'écologie actuelle des végétaux méditerranéens, lucide et objective, Lucie Chabal analyse la démarche paléoécologique de sa discipline. Elle en souligne d'emblée la difficulté fondamentale (comment concilier ses deux objectifs majeurs : analyser le déterminisme écologique du peuplement humain et décrire l'impact de ce peuplement sur le milieu), puis expose rapidement la méthode elle-même (anatomie des bois carbonisés, critères et moyens d'identification, dénomination…) avant de reconnaître qu'entre la végétation passée et l'interprétation paléoécologique finale, l'information subit trois transformations (les pratiques humaines de prélèvement du bois, la réduction de masse et la fragmentation lors de la carbonisation ; l'échantillonnage, l'expression des résultats et les principes de leur interprétation). Si la première échappe à toute évaluation réelle, les deux suivantes font l'objet d'une critique serrée. Ainsi, les éléments d'une saine pratique de l'archéoantracologie sont parfaitement justifiés et clairement énoncés. De même, les conditions permettant une interprétation solide sont exposées avec un grand souci d'objectivité :

- les charbons de bois doivent provenir du bois de feu domestique,
- ils doivent représenter une durée d'activité longue,
- l'échantillonnage doit être systématique et identique dans chaque unité stratigraphique,
- un tamisage à la maille de 4 mm doit fournir au moins 300 à 400 charbons de bois dispersés.

Lucie CHABAL rassemble ensuite une argumentation aussi solide que possible, claire et honnête, bien qu'un peu optimiste, en faveur de l'hypothèse centrale de la discipline, selon laquelle les charbons de bois de feu domestique représentent valablement le milieu d'approvisionnement ancien.

Puis l'auteur expose les principes et les limites d'interprétation du "diagramme anthracologique", expression synthétique de l'information résultant de l'analyse, en s'appuyant sur un bon ensemble de tests quantitatifs, et en illustrant le caractère décisif d'une base d'écologie actuelle solide.

Enfin, s'achèvent la première partie méthodologique par une réflexion sur les pratiques humaines et la déforestation et un rappel des relations entre l'histoire humaine et celle de la chênaie méditerranéenne depuis le Néolithique (substitutions du chêne vert au chêne blanc "de façon désynchronisée et réversible").

Deux annexes consacrées, l'une aux procédures d'échantillonnage, l'autre aux résultats chiffrés et figurés des analyses dans les 13 sites étudiés complètent l'ouvrage.

Bénéficiant d'une présentation aérée, judicieusement illustré, soigneusement et élégamment écrit, malgré quelques concessions à un modernisme parfois incongru, cet ouvrage s'impose évidemment à l'attention de tous les écologistes du passé. Mais tous les autres écologistes approfondiront avantageusement leur propre approche actualiste à la lecture de ce brillant et probe exercice dialectique entre passé et présent.

A. PONS

Source : MNHN

BOULLARD, B.– *Dictionnaire Plantes et Champignons*, éditions ESTEM, ISBN 2 909455 99 8, 1997

Plus connu pour ses travaux sur les mycorhizes, Bernard BOULLARD est cependant un botaniste "tous terrains", autant à l'aise parmi les champignons que dans les jardins d'agrément ou les forêts normandes. C'est donc l'un des derniers représentants d'une espèce en voie d'extinction rapide, celle des "Botanistes Généralistes de terrain", qui devient singulièrement rare dans nos Universités... Sa longue carrière d'enseignant-chercheur en Biologie Végétale à l'Université lui a permis d'accumuler notes et croquis, références et photos.

C'est une œuvre immense que celle à laquelle s'est attaché Bernard BOULLARD. Il a voulu faire profiter le public, universitaire comme amateur, de cette longue expérience. Il aurait pu, comme tant d'autres, ici et ailleurs, proposer un énième "Traité de Botanique" : il en est paru beaucoup, d'indigestes, d'insupportables, de mal rédigés ou de mal illustrés (et, parfois, tout ensemble...). Bernard BOULLARD a préféré s'attaquer à un ouvrage plus facile d'accès pour le public : un dictionnaire ou l'essentiel du vocabulaire utilisé par les Botanistes serait rassemblé, et illustré.

C'est là une idée très intéressante, et digne d'attention. Bien sûr, il existait déjà d'anciens ouvrages de ce type ; et le bon vieux "Dictionnaire de Botanique" de GATIN doit encore traîner dans bien des bibliothèques... Mais ici, le résultat est à la hauteur des ambitions avouées. Nous voici en face d'une somme qui rendra d'innombrables services : aux étudiants de tous âges qui y chercheront la définition de nombreux termes biologiques, aux enseignants de tous niveaux qui y trouveront une foule d'exemples, au grand public qui pourra y découvrir la réponse à de nombreuses questions.

Ouvrage énorme donc, plus de 850 pages de définitions, sans doute plus de 5000 entrées, de 2000 croquis, de 250 photos couleurs, dans une mise en page claire et aérée, il faut donc féliciter à la fois Bernard BOULLARD et les Éditions ESTEM pour leur remarquable travail.

Et pourtant... et pourtant, certains Botanistes, certains Ecologues, certains Biogéographes, certains Physiologistes vont venir tour à tour se plaindre : telle entrée, capitale à leurs yeux, n'existe pas, tel mot n'a pas trouvé toutes ses acceptions, tel dessin est incomplet, telle photo manque cruellement... A ceux-là, on pourra répondre que tout travail, surtout de cet ordre, est forcément incomplet, et que chaque spécialiste pourra y ajouter les annotations de son cru.

Cependant, c'est peut-être dans ce sens que je pourrais faire moi aussi quelques remarques sur cet ouvrage, que par ailleurs, on s'en sera rendu compte, j'apprécie. C'est en effet un travail qui aurait sans doute gagné en étant plus collectif, en s'entourant de quelques compétences extérieures, de quelques spécialistes, justement. Ainsi, quelques imprécisions auraient pu être évitées (en Phytosociologie, en Pédologie, par exemple), quelques articles auraient pu être éliminés (pour des mots devenus obsolètes ou des termes du langage courant). On peut aussi discuter du choix des exemples de taxons (familles, genres et espèces) qui font l'objet d'une notice spéciale : je n'aurait, pour ma part, pas cité autant de taxons... ou alors beaucoup plus, mais dans ce cas un autre type d'ouvrage ! Tout cela, je le répète, aurait peut-être été évité dans le cadre d'un travail plus collectif.

Mais encore une fois, pour cette somme de travail, et pour les services qu'elle rendra à tous pour encore de longues années, on ne peut que féliciter l'auteur et l'éditeur.

R. BAJON

MUELLER-DOMBOIS, D. & FOSBERG, F.R.– *Vegetation of the Tropical Pacific Islands*, Springer, xxvii + 733 p., 1998

Ce volumineux ouvrage sur la végétation des îles tropicales de l'océan Pacifique s'intègre dans la série monographique initiée par H. Walter traitant des phytocénoses des divers biomes du Monde. Les objectifs du présent ouvrage consistent à : (i) présenter une information de base sur la végétation insulaire de ces îles tropicales ou sub-tropicales ; (ii) à synthétiser toutes les données disponibles, et souvent fort disparates, en un schéma identique - ou du moins comparable - entre les divers systèmes insulaires traités ; (iii) ceci afin de bénéficier d'éléments tangibles pour des recherches phytoécologiques ultérieures sur ces îles.

Après une introduction sur l'aire géographique considérée, la géologie et la paléogéographie, la phytogéographie, et enfin la climatologie, le corps de l'ouvrage (9 chapitres) est dévolu aux divers ensembles insulaires : la Mélanésie occidentale et orientale (chap. 2 et 3), les îles sub-tropicales de la région néo-zélandaise (chap. 4), la Micronésie (chap. 5), la Polynésie centrale, occidentale et orientale (chap. 6, 7, 8), les îles Hawaii (chap. 9) et les îles du Pacifique Est (chap. 10). Le dernier chapitre aborde quelques perspectives relatives au devenir de la végétation insulaire, en insistant sur les problèmes posés par l'impact anthropique mais aussi sur les aspects conceptuels se dégageant de l'ensemble. Une riche bibliographie (32 p.) et une liste de toutes les plantes indiquées dans le texte (liste de faible utilité puisque, curieusement, il n'est pas fait mention du numéro des pages considérées pour chaque taxon) clôturent l'ouvrage.

L'ensemble constitue une synthèse précieuse sur la végétation de ces territoires pour laquelle les travaux scientifiques sont aussi dispersés que les îles sur lesquels ils se focalisent. L'approche phytoécologique retenue repose sur les types physionomiques-environnementaux de végétation (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974), ce qui permet de s'affranchir pour une bonne part de l'hétérogénéité des situations insulaires rencontrées. La description des communautés végétales se base essentiellement sur la variabilité des facteurs climatiques et physiographiques, tandis que les composantes biologiques qui structurent la dynamique des systèmes sont assez peu abordées.

L'ouvrage comporte une illustration abondante (plus de 400 photographies couleur, réparties en 144 planches hors-texte) mais souvent de piètre qualité : au moins une bonne douzaine de photographies n'auraient ainsi jamais dues être publiées et bon nombre sont médiocres.

Malgré d'indéniables qualités synthétiques et une bonne présentation paléogéographique et phytogéographique, cette monographie souffre de nombreuses lacunes. Tout d'abord, le découpage biogéographique retenu paraît assez arbitraire ; ainsi la Nouvelle-Zélande est exclue de cette synthèse, contrairement à la planification de H. Walter, et la Nouvelle-Guinée n'a pas été traitée dans la partie consacrée à la Mélanésie. Il faut aussi noter le traitement inégal, entre archipels, dans la description des phytocénoses : seulement 24 pages concernent la Nouvelle-Calédonie (île principale : 16750 km^2), haut lieu de diversité végétale à l'échelle mondiale (3256 végétaux supérieurs dont 76 % d'endémiques), alors que l'archipel d'Hawaï (15065 km^2 et 1000 végétaux indigènes) fait l'objet d'un chapitre spécial de 116 pages.

De nombreuses et longues descriptions auraient pu être remplacées, au moins en partie, par des schémas résumant les aspects typologiques et/ou dynamiques, tandis que les figures et cartes de végétation (seulement une douzaine pour l'ensemble des îles traitées) sont rares. Même si l'étude de la végétation est l'objet majeur de l'ouvrage, la présence de tableaux synthétiques sur la richesse floristique et le pourcentage d'endémisme des

Source : MNHN

multiples territoires insulaires examinés aurait rehaussé l'ensemble et permis de dégager rapidement les secteurs de plus grand intérêt, en vue de leur conservation.

Le dernier chapitre ("The future of island vegetation") souligne la grande vulnérabilité de ces systèmes océaniques qui n'ont pas coévolué avec l'homme. Les auteurs indiquent que les pressions de perturbations et les capacités de résilience sont différentes selon le type d'îles : les atolls et îles coralliennes semblent ainsi mieux résister que les grandes îles volcaniques à l'imprévisibilité des perturbations. La taille de l'île et l'éloignement jouent classiquement un rôle décisif dans les processus invasifs (la "disharmonie" des communautés et la "naïveté" des espèces augmentant avec l'isolement) et les îles Bonin, Hawaï, Galapagos, Juan Fernandez, Norfolk et Lord Howe s'avèrent les plus menacées. Mais l'impact anthropique retenu ("global change, direct destruction, aliens") n'est traité qu'en neuf pages, et, là encore, l'approche est quasiment centrée sur l'expérience hawaïenne ; on reste songeur quand on lit, au sujet de la Nouvelle-Calédonie (p. 638) : "The likehood of invasion of alien plants with enough competitive capacity to displace the natives is very small", alors que les invasions par diverses espèces de pins engendrent de plus en plus de problèmes environnementaux... L'approche ou la réflexion paléoécologique demeure aussi très réduite dans cette dernière partie, même si de tels travaux sont assez rares dans ces îles du Pacifique.

En dépit de ces nombreuses lacunes, pour partie inhérentes au champ géographique très vaste couvert et à la grande diversité des îles décrites, cet ouvrage constitue une somme importante et rassemble les bases typologiques nécessaires en vue d'études ultérieures, plus fonctionnelles.

F. MEDAIL

BICOCCHI, S.– *Les polluants et les techniques d'épuration des fumées*, éditions TEC & DOC Lavoisier, ISBN : 2-7430-0268-9, 1998

Comme la France a largement misé, à tor ou à raison, sur la destruction thermique pour l'élimination de ses déchets, ce petit livre, qui se veut un état de l'art sur les problèmes atmosphériques (causes et solutions) qui se posent consécutivement à ce choix, était donc particulièrement nécessaire et attendu.

La présentation en fiches "techniques", aussi bien au niveau des polluants atmosphériques susceptibles d'être rencontrés, qu'au niveau des procédés d'épuration qui peuvent être mis en jeu, est très astucieuse et très pratique.

Lorsque l'on considère la fiche de chaque polluant, on constate immédiatement que celle-ci renferme une mine de renseignements physico-chimiques utiles que l'on aurait eu un mal fou à rassembler rapidement.

Mais ces fiches qui se veulent pratiquement exhaustives, sur les tenants et les aboutissants des polluants atmosphériques émis, nous laissent sur notre faim lorsqu'elles abordent les effets des polluants sur l'environnement et les milieux.

En effet, si elles indiquent presque toujours les effets sur l'homme et quelques fois sur les végétaux, par contre on ne trouve rien sur les autres impacts environnementaux de ces polluants : accumulation dans les sols, dans les milieux aquatiques, etc ; ni d'ailleurs sur les risques écotoxicologiques qui y sont liés (contamination des chaînes alimentaires par exemple).

Certe le but de ce livre n'est pas de traiter des conséquences environnementales des polluants émis. On peut alors se demander si cela valait la peine de traiter ce volet d'une façon aussi succinte, avec d'ailleurs plusieurs erreurs (NO destructeur de la couche d'ozone par exemple), tout en constatant que les auteurs indiquent dans leur conclusion que le volet environnement du traitement des fumées est important pour l'opinion publique.

Enfin, on peut aussi regretter que dans le volet métrologie de ces fiches sur les polluants, il n'ait pas été signalé les possibilités des méthodes de bio-indication végétale ou animale, méthodes originales de plus en plus utilisées aujourd'hui autour des usines d'incinération.

L'autre partie de ce livre est constituée d'un ensemble de fiches décrivant, d'une façon complète et détaillée, les différents procédés utilisés de par le monde pour épurer les fumées des dispositifs d'incinération des déchets.

Pour confirmer la qualité de ces fiches, il faut indiquer que celles-ci n'omettent jamais de signaler les développements possibles des différents procédés d'épuration exposés qui sont toujours à la merci de l'évolution des normes à l'émission d'une part, et des avancées technologiques d'autre part.

En conclusion, si ce petit livre clair, précis et bourré de renseignements, remplit bien son rôle d'état de l'art vis-à-vis des professionnels de l'incinération des déchets confontés aux problèmes des émissions atmosphériques de leurs unités de destruction thermique, il devrait aussi obligatoirement avoir sa place, de par les informations de base qu'il renferme, auprès de tous les spécialistes qui s'intéressent aux problèmes environnementaux liés aux procédés thermiques de destruction des déchets.

J.-P. GARREC

GOBAT, J.-M., ARAGNO, M. & MATHEY, W.– *Le sol vivant*, éditions Presses Polytechniques et Universitaires Romandes, Collection Gérer l'Environnement, Lavoisier TEC & DOC, vol. 14, Lausanne, Switzerland, 519 pp + 8 inlet plates. Foreword by Roger Dajoz, 1998

This book will help every student and scientist working in the frame of soil ecology, landscape ecology, plant sociology, land management, environmental protection, owing to enlarge his (her) view of the soil to the light of most recent knowledge. This master book, covering the widest panorama of patterns and processes taking place in the soil system (and allies), is at the present time unique in its kind, and fills successfully a gap in the world of science books.

Despite a deep insight into modern concepts in soil science and soil bolgy, the reading has been made easy and comfortable by the use in the outer margins of numerous two-colour simple and clear figures and explanatory boxes. Most useful are abundant definitions of scientific terms (references indicated) and short summaries of most important ideas developed in the text.

The authors avoided to fall into two traps. The presentation of quantitative data, often masking the absence of knowledge of processes, has been kept to a minimum, privilegiating the understanding of mechanisms. Theoretical developments, more especially those in usage in litter decomposition, nutrient cycle, plant succession and ecosystem stability studies, have not been included, in the absence of clear, reliable, work hypotheses, and often poor predictive value.

After three chapters devoted to general properties of the soil system (excellent initiation to soil science) the book turns deliber-

Source : MNHN

ately to a biological concept of the soil. Turning away from the equilibrium concept (popularized in French-speaking countries by Philippe Duchaufour), according to which vegetation, climate and soil are in tight connection and thus are in or tend towards equilibrium, the authors show, through several examples, that real phenomenons are of a more complex and changing nature. Differences in the rate of evolution of soil, vegetation and climate, processes taking place at varying scales, make the real world more variegated than predicted by the theory, and the authors point to the interest everyone should bear on subnormal or even incongruous situations, as a start for explanatory investigations.

The humus profile is defined as the interface between vegetation, soil, and climate, thus reflecting most changes taking place in each of them. It bears living organisms, which contribute directly or indirectly to most functional processes such as plant nutrition, litter decomposition, mineral weathering, humification, trophic and symbiotic relationships. These processes have been detailed, on the basis of most recent knowledge in microbiology, soil zoology, plant physiology and soil biochemistry. A particular accent has been put on some milieux which have been often neglected by soil scientists and biologists, such as sphagnum bogs and soil annexes (fallen wood, carrion, dung, boulders), and on some compartments of the soil such as the rhizosphere.

Application of this knowledge has been developed in a special chapter dealing with composting, a pathway for the reuse of the constantly increasing production of waste products by man, and the conclusive chapter traces the way to a still wider application of soil biology.

J.-F. PONGE

MARGULIS, L. & SCHWARTZ, K.V.– *Five Kingdoms : An illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth*, Third edition, W. H. Freeman and Compagny éditeurs, New York. 520 p., 1998

Le livre de Lynn MARGULIS et Karlene V. SCHWARTZ dont le sous titre pourrait être traduit par un guide illustré de la vie sur Terre est un extraordinaire catalogue de la diversité du monde vivant. Il définit et décrit les principales divisions, ou phyla, depuis les bactéries jusqu'aux animaux pluricellulaires en passant par les plantes et les champignons. Ce livre s'adresse à tous ceux qui s'intéressent aux sciences naturelles, de l'écologie jusqu'à la géologie. Il s'agit d'un ouvrage de référence sur les principales caractéristiques qui distinguent les membres d'un phylum, ce qui permet d'obtenir une vue d'ensemble des rapports évolutifs des organismes.

Les groupes définis intègrent les données morpho-anatomiques tant du vivant que du fossile ainsi que les nouvelles idées sur la systématique moléculaire et la symbiogenèse. Comme le signale Stephen Jay Gould dans l'avant-propos, la division du vivant a bien changé depuis l'époque de George CUVIER et de ses quatre phyla. Aujourd'hui une centaine de phyla résultent de l'accroissement de nos connaissances du vivant. La formation moderne en biologie est maintenant si chargée de la théorie abstraite, que les connaissances sur la diversité des organismes ont malheureusement régresser dans l'enseignement.

Les concepts de règne et de phylum proviennent des propositions de classification récentes construites autour des premiers travaux de LINNÉE, JUSSIEU, CUVIER, et HAECKEL. Les données, tant paléontologiques, et écologiques que moléculaires les plus récentes, servent à la ségrégation des cinq règnes.

Les données moléculaires ont profondément modifié la conception des relations chez les bactéries et les protoctistes. Carl WOESE et Otto KANDLER proposent que l'arbre généalogique de la vie ait seulement trois grandes branches : l'Archaea sur l'une, l'Eubacteria sur une seconde et tout l'Eukarya sur une troisième. Les trois grands règnes multicellulaires des plantes, animaux, et champignons formeraient des brindilles au bout de cette dernière branche. Sans en minimiser l'importance, cette hypothèse n'est pas retenue. En accord avec les changements de la classification bactérienne, les auteurs proposent une classification de 16 phyla dans le règne Bacteria, deux phyla dans le sous-règne Archaea et 14 phyla dans le sous-règne Eubacteria.

Les cinq règnes proposés par les auteurs sont d'une vision plus classique et moins bactério-centrique que celle proposée par Carl WOESE et Otto KANDLER. Ils sont regroupés en deux grands niveaux de la vie : les prokaryotes, et les eukaryotes. Les puristes de la classification systématique pourront reprocher à cet ouvrage la définition de quelques groupes polyphylétiques par exemple le sous règne des Parazoa, qui inclut les Porifera et les Placozoa regroupés par l'absence de caractères partagés avec le reste des Animaux ; ou encore des groupes paraphylétiques, les règnes Animalia, Plantae et Fungi issues du règne Protoctista. Les prises de position sont toujours argumentées. Ainsi, les trois derniers règnes classiques représentent les trois grandes stratégies écologiques : production (plantes), absorption (champignons), et ingestion (animaux).

Cette troisième édition, complètement révisée et mise à jour est généreusement illustrée et comporte des tableaux montrant la logique de l'arrangement global de classification. Elle permet non seulement aux lecteurs de prélever la gamme complète des formes de la vie habitant notre planète mais de se familiariser avec les différents problèmes taxinomiques. Les chapitres débutent tous par une définition de chaque règne et retrace l'histoire de ses membres tant dans l'espace que dans le temps. Comme dans les éditions antérieures, une annexe référence environ 2000 noms de genres avec leurs noms vernaculaires (anglais) et leurs phyla. Le glossaire est très large et comporte de nombreux renvois aux phyla dont les termes décrits font référence. Finalement, on peut aussi signaler une liste succincte des principaux sites Internet sur la diversité du vivant.

Cet ouvrage unique en son genre est un véritable bijou pour tous les biologistes et mériterait certainement d'être traduit en français.

P.-Y. GAGNIER

Source : MNHN

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES
— *CONTENTS* —
VOLUME 29, 1998

ADAM (Monica).– The significance of the climatic transition zone for beech and spruce distribution in the swiss Alps ..... **37 (1-2)**

ANDRE (Jean).– Fondation, stabilité, cohabitation et substitution en milieu subalpin ..... **247 (1-2)**

ANFODILLO (Tomasso), CARRER (Marco) & RENTO (Stephano) & URBINATI (Carlo).– Long and short term growth dynamics of *Picea abies* (L.) Karst, *Larix decidua* Mill., *Pinus cembra* (L.) and climatic factors : first results of an integrated study at the timberline in Eastern Italian Alps ..... **253 (1-2)**

ARNOLD (C.) & GOBAT (J.-M.).– Modifications texturales des sols alluviaux de la Sarine (Suisse) par les bryophytes ..... **483 (3)**

ASTA (Juliette).– Brève histoire de la lichénologie dans les Alpes françaises Nord-Occidentales ..... **261 (1-2)**

BACHEREAU (Frédéric) & ASTA (Juliette).– Effects of solar ultraviolet radiation in high altitude on the phenolic compounds contents of *Cetraria islandica* (L.) Ach. (Terricolous lichen) ..... **267 (1-2)**

BAIZE (Denis) & ROQUE (Jacques).– Les sols des alpages du Beaufortain (Alpes françaises). Cartographie et particularités ..... **43 (1-2)**

BARBARO (L.) & COZIC (P.).– Organisation agro-écologique des pelouses et landes calcicoles du parc naturel régional du Vercors (Rhône-Alpes, France) ..... **443 (3)**

BAUMLER (Rupler).– Impact of forest interventions on the water regime and water quality of mountain forest ecosystems in the Bavarian Alps ..... **271 (1-2)**

BEAUVAIS (J.-F.) & MATAGNE (P.).– Le concept de "zone de vie" de Holdridge : un point de vue tropical en écologie ..... **557 (4)**

BERNIER (N.) & ANDRÉ (J.).– Dynamique de la biodiversité en milieu subalpin : exemple de diversité des processus et gestion de l'espace en moyenne vallée de Tarentaise (Savoie, France) ..... **547 (4)**

BIONDI (Edoardo) & CALANDRA (Rolando).– La cartographie phytoécologique du paysage ..... **145 (1-2)**

BONNEAU (Maurice), COLIN-BELGRAND (Micheline), DAMBRINE (Etienne), JUSSY (Jean-Hughes), NYS (Claude) & RANGER (Jacques).– Le Cycle de l'azote dans les forêts de montagne sur sol non carbonaté ..... **333 (1-2)**

BORNAND (M.) & LEGROS (J.P.).– Principes de la cartographie des pédopaysages dans les Alpes ..... **49 (1-2)**

BOUNEMOURA (Zahia), LAMBERT (Karine), CADEL (Gérard), CHOLER (Philippe), MANNEVILLE (Olivier) & MICHALET (Richard).– Influence des facteurs édapho-climatiques sur la distribution des pelouses alpines dans le massif du Galibier (Alpes françaises) ..... **53 (1-2)**

BURGA (Conradin A.).– Late and post-glacial immigration patterns of some important plant species in Switzerland ..... **233 (1-2)**

CARCAILLET (Christopher), TALON (Brigitte) & BARBERO (Marcel).– *Pinus cembra* et incendies pendant l'Holocène, 300 m au-dessus de la limite actuelle des arbres dans le massif de la Vanoise (Alpes du Nord-Ouest) ..... **277 (1-2)**

CIOLLI (Marco) & ROMAGNONI (Elisabetta).– Typologie forestière d'une vallée du Trentin Sud Ouest : Val del Leno ..... **59 (1-2)**

COSTA (P. F.), SARDA (R.) & CANCELA DA FONSECA (L.).– ..... **523 (4)**

CREDNER (Barbara), HUTTL (Carola) & ROGNER (Konrad).– The formation and distribution of soils and vegetation at the zugspitzplatt (Bavaria, Germany) related to climate, aspect and geomorphology ..... **63 (1-2)**

DELPECH (René).– Le diagnostic phytosociologique appliqué des communautés herbacées d'altitude : exemple dans les Alpes du Nord et le Massif Central français ..... **67 (1-2)**

DESPLANQUE (Carole), ROLLAND (Christian) & MICHALET (Richard).– Dendroclimatologie comparée du sapin et de l'épicéa dans les zones internes des vallées alpines nord-occidentales (France et Italie) ... **351 (1-2)**

DIDIER-FELTGEN (Lydie) & BRUN (Jean-Jacques).– La cartographie phyto-morphologique, un outil d'analyse structurelle et fonctionnelle de l'écotone supraforestier ..... **283 (1-2)**

DOBREMEZ (Jean-François) & VIGNY (Françoise).– Flore, étages de végétation et domaines biogéographiques en Himalaya ..... **149 (1-2)**

DONIŢĂ (Nicolae) & IVAN (Dona).– Sur la biodiversité des carpates de la Roumanie ..... **155 (1-2)**

DOWGIALLO (Giuseppina), ROSSI (Graziano) & TOMASELLI (Marcello).– Vegetation and soil diversity in the areas above timberline of the Tuscan-Emilian Apennines (N. Italy) ..... **159 (1-2)**

DUPOUEY (Jean-Luc), BECKER (Michel), BERT (Didier), CADEL (Gérard), LEFEVRE (Yves), PICARD (Jean-François) & THIMONIER (Anne).– Évolution récente des sols, de la végétation et de la productivité des forêts de montagne françaises ..... **341 (1-2)**

EL ALAOUI (Moulay Driss).– Diversité phytoécologique des écosystèmes forestiers du bassin versant d'Ahansal (Haut Atlas calcaire - Maroc) ..... **163 (1-2)**

ERSCHBAMER (Brigitta), NARDI (Serenella) & DIBONA (Dino).– À propos de quelques groupements végétaux et sols spécifiques dans les Dolomites ..... **73 (1-2)**

GAIFFE (Michèle).– Effet de l'organisation porale des roches sur l'évolution des sols. Exemples jurassiens .. **77 (1-2)**

GAUQUELIN (Thierry), BERTAUDIERE (Valérie), MONTES (Nicolas), SAVOIE (Jean-Marie) & BADRI (Wadii).– Cycle biogéochimique et hétérogénéité édaphique des groupements forestiers présteppiques de genévriers thurifères du Haut Atlas de Marrakech (Maroc) ..... **177 (1-2)**

Source : MNHN

TABLE DES MATIÈRES (suite)
— *CONTENTS (follow)* —
VOLUME 29, 1998

GAUTHIER (Perrine) & BEDECARRATS (Alain).– Recherche d'écotypes alpins chez deux poacés *Dactylis glomerata* et *Poa alpina* par des transplantations réciproques et la culture site commun ..... **357 (1-2)**

GÉGOUT (J.-C.) & PIERRAT (J.-C.).– L'autécologie des espèces végétales : une approche par régression non paramétrique ..... **473 (3)**

GILLET (François), DOUARD (Romain), HAVLICEK (Elena) & GALLANDAT (Jean-Daniel).– Analyse de l'organisation spatiale des phytocénoses de pâturages boisés ..... **289 (1-2)**

HAVLICEK (Elena) & GOBAT (Jean-Michel).– Les formes d'humus, révélatrices du fonctionnement de l'écosystème. un exemple des pâturages boisés du Jura suisse ..... **363 (1-2)**

HAVLICEK, E., GOBAT; J.-M. & GILLET, F.– Réflexions sur les relations sol-végétation : trois exemples du Jura sur matériel allochtone ..... **535 (4)**

HOLTEN (Jarle I.).– Vertical distribution patterns of vascular plants in the fennoscandian mountain range ... **129 (1-2)**

HUTTL (Carola).– The influence of different soil types and associations of vegetation on limestone solution in a high-mountainous regions (Zugspitzplatt, Wettersteingebirge, Deustchland) ..... **83 (1-2)**

IOVINO (Francesco), CINNIRELLA (Sergio), VELTRI (Antonella) & CALLEGARI (Giovanni).– Processus hydriques dans des écosystèmes forestiers ..... **369 (1-2)**

JOUD (Didier), PACHE (Gilles), BOISSIER (Jean-Michel), PELTIER (Jean-Paul), SOUCHIER (Bernard) & BRUN (Michel).– Stations forestières sur sols hydromorphes des préalpes nord-occidentales et de l'avant-pays (France) ..... **89 (1-2)**

KARRER (Gerhard) & ENGLISCH (Michael).– Patterns of Humus Forms and Vegetation in Managed Norway Spruce Ecosystems at Hochwechsel (Austria) ..... **377 (1-2)**

KHALIL, K. & ASTA, J.– Les lichens, bioindicateurs de pollution atmosphérique dans la région lyonnaise .. **467 (3)**

KLEIN (Jean-Claude) & LACOSTE (Alain).– L'étagement de la végétation dans le massif de l'Alborz central (Iran) : essai de comparaison avec celui du système alpin et des montagnes méditerranéennes ..... **181 (1-2)**

KLIMO (Emil).– Stress conditions of a man-made Norway spruce (*Picea abies* Karst.) pure stand established outside its natural range in the region of the Drahanská Uplands ..... **297 (1-2)**

KLUG-PÜMPEL (Brigitte) & SCHARFETTER (Gabriele).– Tourism and Subalpine Vegetation : Is there a Way out of the Conflict "Economy-Ecology"? ..... **301 (1-2)**

LEBRETON (Philippe).– La Prodelphinidine, révélateur de la diversité du genévrier nain. Incidences biosystématiques et écologiques. ..... **95 (1-2)**

LEXER (Manfred J.) & HONNINGER (Karl).– Defining the physiological amplitude of alpine tree species using the combined network of forest inventory, soil and meteorological data ..... **383 (1-2)**

LJUBENOVA (Mariana L.) & BONDEV (Ivan A.).– Overground annual production and biomass of oak forests in the Balkan mountains ..... **387 (1-2)**

LUCOT (Eric), KLEIN (Didier), SOKOLOVSKA (Maria G.) & BADOT (Pierre-Marie).– Les modes de transferts de césium-137 à l'échelle de la toposéquences dans les écosystèmes montagnards : l'exemple de la vallée de Levi Iskar dans le Massif de Rila (Bulgarie) ..... **393 (1-2)**

MANLIUS (N.).– L'Ours brun en Égypte ..... **565 (4)**

MICHALET (Richard), CADEL (Gérard), JOUD (Didier), PACHE (Gilles), PAUTOU (Guy) & RICHARD (Lucien).– Synthèse phytoécologique des forêts de l'arc alpin ..... **99 (1-2)**

NAKOUTSRICHVILI (G.) & OZENDA (Paul).– Aspects géobotaniques de la haute montagne dans le Caucase. Essai de comparaison avec les Alpes ..... **139 (1-2)**

ORGEAS, J., BALLINI, C. & POINSOT-BALAGUER, N.– Dynamique de la décomposition de la litière de chêne vert (*Quercus ilex* L.) dans des îlots de végétation au sein d'un agrosystème viticole ..... **459 (3)**

OSWALD (Helfried).– Évolution des peuplements forestiers dans l'étage subalpin : les forêts à base de Pin cembro (*Pinus cembra* L.) ..... **239 (1-2)**

OZENDA (Paul).– Un modèle biogéographique alpin est-il généralisable à d'autres chaînes holarctiques? ... **13 (1-2)**

PEDROTTI (Franco).– La cartographie géobotanique des biotopes du Trentin (Italie) ..... **105 (1-2)**

REYNIER (Ph.).– Les relations sols-végétations en Haute-Ubaye et Queyras. À l'étage alpin sur schistes lustrés . **111 (1-2)**

PELTIER (Jean-Paul) & MARIGO (Gérard).– Tolérance du frêne commun (*Fraxinus excelsior*) à la sécheresse ..... **399 (1-2)**

PETITCOLAS (Véronique) & ROLLAND (Christian).– Comparaison dendroécologique du mélèze, du pin cembro et du pin à crochets dans l'étage subalpin du Briançonnais (Haute-Alpes, France) ..... **305 (1-2)**

PORNON (André), DOCHE (Bernard) & ESCARAVAGE (Nathalie).– Cycle interne de l'azote dans une nanophanérophyte subalpine (*Rhododendron ferrugineum* L.) se développant sur sols pauvres (Alpes septentrionnales françaises) ..... **403 (1-2)**

PORTECOP (Jacques) & LUREL (Félix).– Recolonisation végétale postéruptive en montagne tropicale insulaire. Le cas de la Soufrière de Guadeloupe : 1977-1996 ..... **311 (1-2)**

POSZWA (Anne), DAMBRINE (Étienne), POLLIER (Benoît) & FICHTER (Jorg).– Mise en évidence directe de l'acidification d'un sol forestier à Aubure (bassin versant du Strengbach) ..... **407 (1-2)**

RANGER (Jacques), MARQUES (Renato), GELHAYE (Dominique), BIENAIME (Séverine), GELHAYE (Louisette), POLLIER (Benoît) & KOERNER (Waltraud).– La dynamique du fonctionnement minéral d'une plantation de Douglas *(Pseudotsuga menziesii* Franco) dans le Beaujolais ..... **411 (1-2)**

REMAURY (Mireille), GAUQUELIN (Thierry) & DAGNAC (Joseph).– Podzols de formations subalpines à pins à crochets dans les Pyrénées (France) ..... **187 (1-2)**

Source : MNHN

REYNIER (Philippe).– Les relations sols-végétation en Haute-Ubaye et Queyras. À l'étage alpin sur schistes lustrés 111 (1-2)
RICHARD (Lucien).– Biodiversité dans l'Espace Mont-Blanc : Enjeux d'aménagements 117 (1-2)
ROLLAND (Christian) & SCHUELLER (Jeanne).– Dendroclimatological synthesis on mountain pine (*Pinus unicinata* Mill. ex Mirb.) in the Pyrenees and the Alps 417 (1-2)
ROSSI (Graziano), DOWGIALLO (Giuseppina) & TOMASELLI (Marcello).– Cartographic vegetation-soil relationships within a glacial cirque in the Northern apennines (N-Italy) 193 (1-2)
ROVERA (Georges).– Végétation et dissolution du gypse en milieu subalpin et alpin : l'exemple du Massif de la Plagne (Tarentaise, savoie) 423 (1-2)
RUBIO (Augustin), ESCUDERO (Adrian) & GAVILAN (Rosario).– The relationships between floristic and edaphic patterns in managed chesnut stands (extremadura, W Spain) 197 (1-2)
SANDOZ (Henri), BARBERO (Marcel) & SOLICHON (Jean-Marie).– Évolution et devenir des Mélézeins dans les Alpes Maritimes (Alpes du Sud- France) suite au déclin des activités anthropozoogènes en haute montagne 317 (1-2)
SCHLUSSEL (André) & THEURILLAT (Jean-Paul).– Phenology of *Rhododendron ferrugineum* L. in two altitudinal gradients of the Valaisian Alps (Switzerland) 429 (1-2)
SOUCHIER (Bernard).– Diversité écosystémique des montagnes alpiennes. Comparaison Alpes-Apennins-Carpates-Caucase 23 (1-2)
ŠUGAR (Ivan).– Les plantes steppiques dans la flore et dans la végétation des régions Dinariques de Croatie . 201 (1-2)
THINON (Michel) & TALON (Brigitte).– Ampleur de l'anthropisation des étages supérieurs dans les Alpes du Sud : données pédoanthracologiques 323 (1-2)
TOUBAL (Abderrahmane) & TOUBAL (Oumessaad).– Roche-mère et végétation du Massif de l'Edough : segment de la chaîne alpine de l'Algérie orientale 207 (1-2)
VALLAURI (Daniel).– Towards a long term ecological framework for forest restoration programs. an illustration from restoration for erosion control on badlands in south-western Alps (France) 329 (1-2)
VENANZONI (Roberto), KWIATKOWSKI (Wlodzimierz) & CALANDRA (Rolando).– The role of geomorphology on the diversification and distribution of the landscape at the natural reserve of Torrichio mountain (Central Apennine, Italy) 215 (1-2)
VERGER (Jean-Pierre).– Rôles respectifs de la roche et du climat dans la répartition des groupements végétaux en montagne. Exemple du Val d'Aoste, Italie 123 (1-2)
YOURKOVSKAJA (Tatjana).– La structure de la végétation des tourbières dans les montagnes de Taïga du Nord en Russie européenne 221 (1-2)
ZUPANČIČ (Mitja) & SELIŠKAR (Andrej).– Vergleich zwischen den Berggesystemen der Alpen und der Dinariden Sloweniens 227 (1-2)
ANALYSE D'OUVRAGE 503 (3), 585 (4)
RÉSUMÉS DE THÈSES 493 (3), 583 (4)
TRIBUNES 435 (1-2)

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication

Review of a submitted paper

● Le titre est-il suffisamment concis ?
Is the title concise enough ? OUI ☐ NON ☐

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ?
Does the title clearly reflect the content ? OUI ☐ NON ☐

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ?
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ? OUI ☐ NON ☐

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ?
Does the introduction clearly present the aim of the work ? OUI ☐ NON ☐

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ?
Are the methods presented with enough details ? OUI ☐ NON ☐

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ?
What is the level of novelty of results ?
faible/*low* ☐
moyen/*medium* ☐
élevé/*high* ☐

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ?
Are the discussion and conclusions correctly argued ? OUI ☐ NON ☐

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ? OUI ☐ NON ☐
Are the key-words suitable ?

● Le texte est-il suffisamment concis ? OUI ☐ NON ☐
Is the text concise enough ?

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ?
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the presented field ? OUI ☐ NON ☐

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ? OUI ☐ NON ☐
Are tables and illustrations all necessary ?

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ?
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ? OUI ☐ NON ☐

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ? OUI ☐ NON ☐
Is the bibliography judiciously selected ?

● La bibliographie est-elle à jour ? OUI ☐ NON ☐
Is the bibliography up-to-date ?

Conclusions

● Article non publiable ☐
The paper cannot be pubished

● Publiable après révision majeure ☐
The paper may be published after major revision

● Publiable après révision mineure ☐
The paper can be published after minor revision

● Publiable en l'état ☐
The paper can be published as it is

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers couldn't up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution*. Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to two referees at least. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referree will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm.
Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant.
Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

(Personne physique)	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1997 à Écologie Vol. 28 (1) au Vol. 28 (4)
(Personne morale) **Numéro de Commission Paritaire : 50062**

Tous nos tarifs s'entendent en ***francs français, frais de port inclus.***
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	535,00 F	11,23 F	546,23 F
CEE	535,00 F		535,00 F
ETRANGER hors CEE	567,00 F		567,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10% (sur prix public HT)

	H.T	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F	10,71 F	520,71 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10% (sur prix public HT)

Adresse de livraison	**H.T**	**T.V.A. 2,1 %**	**TOTAL TTC**
FRANCE	481,50 F	10,11 F	491,61 F
CEE	481,50 F		481,50 F
ETRANGER hors CEE	510,00 F		510,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

Dr Patrick SILAN Revue ÉCOLOGIE
CNRS - Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète FRANCE
Tél. 33 (0) 4 67 46 33 94 ou 33 (0) 6 07 84 34 85
Télécopie (Fax) 33 (0) 4 67 46 33 99
(from abroad 33 4 67... or 33 6 07...)
mail to:silan@univ-montp2.fr

Société Française d'Écologie et revue ECOLOGIE :
http://home.worldnet.fr/ecologie/
Courrier électronique : écologie@worldnet.fr

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 29 - N° 4 —

Décembre 1998

SOMMAIRE

COSTA, P. F., SARDA, R. & CANCELA DA FONSECA, L.– Cycle de vie, croissance et production du polychaete *Nereis diversicolor* O. F. Müller dans trois fleuves estuairiens et lagunaires de la côte sud-ouest du Portugal (odeceixe, aljezur and carrapateira) **523**

HAVLICEK, E., GOBAT; J.-M. & GILLET, F.– Réflexions sur les relations sol-végétation : trois exemples du Jura sur matériel allochtone **535**

BERNIER, N. & ANDRÉ, J.– Dynamique de la biodiversité en milieu subalpin : exemple de diversité des processus et gestion de l'espace en moyenne vallée de Tarentaise (Savoie, France) **547**

BEAUVAIS, J.-F. & MATAGNE, P.– Le concept de "zone de vie" de Holdridge : un point de vue tropical en écologie **557**

MANLIUS, N.– L'Ours brun en Égypte **565**

RÉSUMÉS DE THÈSES **583**

ANALYSE D'OUVRAGE **585**

CONTENTS

COSTA, P. F., SARDA, R. & CANCELA DA FONSECA, L.– Life cycle, growth and production of the polychaete *Nereis diversicolor* O. F. Müller in three lagoonal estuarine systems of the southwestern portuguese coast (odeceixe, aljezur and carrapateira) **523**

HAVLICEK, E., GOBAT, J.-M. & GILLET, F.– *Reflections on relationships between vegetation and soils: three examples on allochtonous material in the Jura Mountains.* **535**

BERNIER, N. & ANDRÉ, J.– *Biodiversity dynamics at the subalpine level: case study of processes diversity and land management at mid-Tarentaise valley (Savoy, France)* **547**

BEAUVAIS, J.-F. & MATAGNE, P.– *The Holdridge's concept of "life zone": a tropical point of view in ecology* **557**

MANLIUS, N.– *The Brown Bear in Egypt* **565**

THESIS REVIEWS **583**

BOOKS REVIEWS **585**

ÉCOLOGIE **est indexée dans les bases de données BIOSIS, PASCAL et Cambridge Scientific Abstracts (Animal behavior, Ecology, Entomology, Oceanic et Water Ressources Abstracts)**

Source : MNHN